

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LES EFFETS DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES SUR LE
RECRUTEMENT DES CYANOBACTÉRIES ET DES AKINÈTES

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

MYRIAM JOURDAIN

AVRIL 2010

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

Les raisons qui ont motivé le choix de mon sujet de recherche sous la direction de Dolors Planas et la co-direction de Beatrix Beisner, sont l'actualité du problème des efflorescences de cyanobactéries, la volonté de parfaire mes connaissances en écologie aquatique et de travailler avec des gens spécialisés dans ce domaine. Le but visé par ma maîtrise est de trouver des réponses dans le couplage entre les variables environnementales (la température, la lumière, les éléments nutritifs et la turbulence) et des phénomènes comme le recrutement et la distribution spatiale des cyanobactéries afin de mieux comprendre les processus physiques et biologiques pouvant mener à la formation d'efflorescence. Ma maîtrise s'insère dans un projet d'envergure effectué au lac Bromont, Québec (Canada) sur l'étude des phénomènes d'efflorescence, en collaboration avec Alexandrine Pannard, chercheure post-doctorante au Gril-UQAM, Myriam Bormans, chercheure et directrice de recherche au Centre Armoricaire de Recherche en Environnement (CAREN) en France et l'association conservation du bassin versant du lac Bromont (ACBVLB).

La démarche qui est adoptée pour la rédaction du mémoire vise à répondre aux exigences de la maîtrise en biologie de l'Université du Québec à Montréal. La démarche est réalisée de manière telle que j'ai identifié des objectifs à atteindre au début du parcours, j'ai élaboré un plan d'échantillonnage, j'ai collecté les données, les ai traitées et les ai analysées. Je tente ici de faire la synthèse de l'issue de mes recherches et des points importants. Le chapitre III et le chapitre IV sont rédigés sous forme d'article afin d'être soumis à une revue scientifique. Je suis la première auteur suivis de ma directrice et de ma co-directrice, toutes deux co-auteurs.

J'aimerais remercier ma directrice Dolors Planas ainsi que ma co-directrice Beatrix Beisner, toutes deux professeures à l'UQAM, pour avoir su baliser mon apprentissage et pour leurs précieux conseils pendant ces deux années de maîtrise.

J'aimerais également souligner et remercier la contribution de Myriam Bormans, chercheure à l'Université Rennes 1 et membre du Centre armoricain de recherche en environnement de France, dans l'élaboration des résultats. Un dernier remerciement va à Alexandrine Pannard, post-doctorante au Gril-UQAM, pour son soutien et ses travaux qui ont contribué à développer les miens. J'aimerais aussi remercier toutes les personnes qui m'ont aidé à tous les niveaux : Serge Paquet, Zuzana Hrivnakova, Frédéric Gémus, Mathieu Charland, Clément Guyot, Kathleen McMeekin, Annick St-Pierre, Alice Parkes, Marilou Maurice, Simon Laberge, Jessica Hervé, Anne Joncas et Marcel Samson.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
LISTE DES FIGURES.....	viii
LISTE DES TABLEAUX.....	xii
RÉSUMÉ	xiii
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I	
REVUE CRITIQUE DE LA LITTÉRATURE PERTINENTE.....	4
1.1 Les efflorescences	4
1.2 Le recrutement des cyanobactéries	6
1.2.1 Le recrutement passif	7
1.2.2 Le recrutement actif.....	8
1.3 La dynamique des akinètes	9
1.3.1 Le recrutement des akinètes et leur germination	10
1.3.2 La formation des akinètes.....	11
1.3.3 La sédimentation des akinètes	12
1.4 La distribution verticale des cyanobactéries	13
CHAPITRE II	
ÉLÉMENTS DE MÉTHODOLOGIE	16
2.1 Site d'étude.....	16

2.2	Stratégies d'échantillonnage	17
2.2.1	Données physico-chimiques	18
2.2.1.1	Oxygène dissous et lumière	18
2.2.1.2	Dosage des nutriments	19
2.2.1.3	Turbulence	19
2.2.2	Données biologiques	21
2.2.2.1	Fluorescence et chlorophylle <i>a</i>	22
2.2.2.2	Abondance pélagique	23
2.2.2.3	Mesures du recrutement et de la sédimentation	23
2.3	Analyses statistiques	25

CHAPITRE III

VARIABLES ENVIRONNEMENTALES QUI CONTRÔLENT LE RECRUTEMENT DES AKINÈTES D'*ANABAENA* ET D'*APHANIZOMENON*

3.1	Résumé	28
3.2	Introduction	29
3.3	Matériel et méthodes	31
3.3.1	Site de l'étude	31
3.3.2	Collecte des données	32
3.3.2.1	Données météorologiques	32
3.3.2.2	Données physiques	32
3.3.2.3	Données de chimie	34
3.3.3	Collecte des données biologiques	34
3.3.4	Recrutement et sédimentation	35
3.3.5	Analyses statistiques	36
3.4	Résultats	37

3.4.1	Description des sites d'échantillonnage	37
3.4.2	Recrutement.....	39
3.4.3	Formation des akinètes	44
3.4.4	Sédimentation	49
3.5	Discussion	51
3.5.1	Recrutement.....	51
3.5.2	Abondance des akinètes dans les sédiments.....	54
3.5.3	Formation des akinètes	55
3.6	Conclusion.....	58
3.7	Bibliographie.....	60
CHAPITRE IV		
ENVIRONMENTAL FACTORS AFFECTING CYANOBACTERIA VERTICAL DISTRIBUTION AND ABUNDANCE IN A SMALL STRATIFIED MESOTROPHIC LAKE.....		65
4.1	Abstract	66
4.2	Introduction	67
4.3	Materials and Methods	69
4.3.1	Study site	69
4.3.2	Physical and chemical data collection.....	70
4.3.2.1	Meteorological data	70
4.3.2.2	Physical data.....	71
4.3.2.3	Chemical data	72
4.3.3	Biological data.....	72
4.3.4	Statistical analyses.....	73
4.4	Results	74

4.4.1	Spatial and temporal dynamics of environmental variables.....	74
4.4.2	Light and nutrient gradients.....	77
4.4.3	Cyanobacteria distribution and species composition	80
4.4.4	Cyanobacteria spatio-temporal distribution	85
4.4.5	Surface bloom formation	86
4.5	Discussion	88
4.5.1	Cyanobacteria abundance.....	88
4.5.2	Cyanobacteria distribution and species composition	89
4.5.3	Surface bloom formation.....	91
4.6	Conclusions	92
4.7	Bibliography.....	93
CONCLUSION.....		97
5.1	Conclusions du chapitre III	97
5.2	Conclusions du chapitre IV	99
5.3	Suggestions pour des études futures.....	100
5.4	Compétences acquises.....	102
BIBLIOGRAPHIE.....		103

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Cycle de vie des cyanobactéries lors de la production d'akinètes.....	5
2.1 Carte bathymétrique du lac Bromont. Les points noirs présentent la localisation des quatre sites échantillonnés et les points rouges, la localisation des chaînes de thermisteurs. La direction des vents dominants est illustrée dans la rose des vents pour la période du 3 juin au 20 octobre	17
2.2 Illustration de la collecte des pièges de recrutement. A) Les pièges et B) les briques.....	24
3.1 Carte bathymétrique du lac Bromont. Le point rouge représente la chaîne de thermisteurs et les points noirs, les quatre sites échantillonnés.....	31
3.2 Résultats de l'ACP des variables environnementales mesurées au-dessus des sédiments à chaque site. a) Chaque point correspond à une date d'échantillonnage selon les sites, S1 rouge, S2 vert, S3 jaune et S4 bleu, b) distribution des variables environnementales mesurées où DO est la concentration en oxygène dissous et T° est la température, N ² est la fréquence de flotabilité, DN est la concentration d'azote dissous, DP est la concentration de phosphore dissous et NOx est la concentration en azote oxydé dissous..	38
3.3 Résultats de l'abondance des akinètes a) d' <i>Anabaena</i> et b) d' <i>Aphanizomenon</i> dans le premier centimètre de sédiment récolté au site littoral (S1 bande noire) et au site pélagique (S4 bande grise).....	40
3.4 Résultats de l'abondance des cellules végétatives a) d' <i>Anabaena</i> et b) d' <i>Aphanizomenon</i> dans le premier centimètre de sédiment récolté au site littoral (S1 bande noire) et au site pélagique (S4 bande grise).....	41
3.5 Résultats du recrutement des akinètes (ligne grise) et des cellules végétatives (ligne pointillée noire) d' <i>Anabaena</i> aux quatre sites échantillonnés (S1, S2, S3 et S4).....	42

3.6	RDA représentant les variables environnementales (flèches rouges) qui influencent le recrutement des akinètes et des cellules végétatives (CV) d' <i>Anabaena</i> et d' <i>Aphanizomenon</i> (flèches bleues) à tous les sites entre le 10 juin et le 20 octobre 2008.....	43
3.7	Résultats du recrutement des akinètes (ligne grise) et des cellules végétatives (ligne pointillée noire) d' <i>Aphanizomenon</i> aux quatre sites échantillonnés (S1, S2, S3 et S4).....	44
3.8	Résultats de l'abondance des akinètes sur les filaments matures (ligne grise) et l'abondance des cellules végétatives (ligne point tiret noire) dans la colonne d'eau pour <i>An. spiroides</i> , <i>An. flos-aquae</i> et <i>An. solitaria</i>	46
3.9	RDA représentant les variables environnementales (flèches rouges) qui influencent l'abondance des akinètes sur les filaments matures des espèces d' <i>Anabaena</i> et d' <i>Aphanizomenon</i> (flèches bleues) dans la colonne d'eau au site pélagique entre le 10 juin et le 20 octobre 2008.....	47
3.10	Résultats de l'abondance des akinètes sur les filaments matures (ligne grise) et l'abondance des cellules végétatives (ligne point tiret noire) dans la colonne d'eau pour <i>Ap. gracile</i> , <i>Ap. flexuosum</i> et <i>Ap. flos-aquae</i>	48
3.11	Résultats de l'abondance des akinètes a) d' <i>Anabaena</i> et b) d' <i>Aphanizomenon</i> qui sédimente dans chaque site (S1 ligne pointillée noire, S2 ligne point tiret grise, S3 ligne pointillée grise et S4 ligne pleine grise).....	50
4.1	Bathymetric map of lake Bromont. The black dots present the location of the two sampled stations and red dots the localisation of the thermistor chains. The dominant wind direction is inserted in a wind rose for the period between June 3 th and October 20 th	70
4.2	Spatio-temporal evolution of water temperature at the pelagic station (S4) in summer 2008, lake Bromont.....	74
4.3	Spatio-temporal evolution of buoyancy frequency in the watercolumn at the pelagic station in summer 2008, lake Bromont. When N^2 tends toward zero, the water mass is subject to turbulence mixing.....	75
4.4	Daily solar radiation and daily westerly wind velocity with maximum values recorded at Frelighsburg meteorological station in summer 2008.....	76

4.5	Daily values of Lake number parameter. Over 12, quiet and calm conditions prevail and below 1, upwelling occurs.....	76
4.6	Daily precipitation recorded at Frelighsburg meteorological station in summer 2008.....	77
4.7	Spatio-temporal evolution of light intensities in the water column at the pelagic station, summer 2008, lake Bromont.....	78
4.8	Concentration of dissolved phosphorus (DP) at the pelagic station in summer 2008, lake Bromont.....	79
4.9	Concentration of dissolved nitrite and nitrate (NO _x) at the pelagic station in summer 2008, lake Bromont.....	79
4.10	Relative abundance of algae groups from specific <i>in situ</i> chl <i>a</i> data during summer 2008 at the pelagic station (S4), lake Bromont.....	80
4.11	Relationship between cyanobacteria fluorescence and cyanobacteria abundance estimated by microscopy for all sampling dates and depth.....	81
4.12	Spatio-temporal evolution of cyanobacteria abundance at noon at the littoral station in summer 2008. Red arrows indicate the dates where surface blooms were observed. The letter L correspond to fig. 4.14.....	83
4.13	Spatio-temporal evolution of cyanobacteria abundance at noon at the pelagic station in summer 2008. Red arrows indicate the dates where surface blooms were observed. The letters E, M, P, and H correspond to fig. 4.14.....	83
4.14	Abundance of the dominant cyanobacteria species showing their relative abundance (colours) and total abundance (size of lices) at the littoral station (L) and at four depths at the pelagic station (E, M, P, and H).....	85
4.15	RDA biplot of the cyanobacteria species abundance (blue arrows) and measured environmental variables (red arrows) in all sampled sites (littoral region and pelagic region (Epi, Meta and Hypo)) between June 10 th and October 20 th	86

- 4.16 Regressions tree used to model of partitioning with significant variables from logistic multiple regressions. "No" signifies no blooms observed and "yes" signifies blooms were observed 87

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Présentation synthèse des études traitant de la formation des akinètes sur les filaments matures de certaines espèces de Nostoccales en fonction du milieu et des variables observées.....	12
2.1 Longueurs d'ondes spécifiques émises par la sonde BBE Fluoroprobe et les pigments associés qui caractérisent les groupes d'algues et les substances humiques dans l'eau.....	22
3.1 Coefficients estimés et signification des variables environnementales à partir d'un modèle de régressions multiples et d'une sélection «stepwise» pour l'abondance des akinètes d' <i>Anabaena</i>	51
3.2 Coefficients estimés et signification des variables environnementales à partir d'un modèle de régressions multiples et d'une sélection «stepwise» pour l'abondance des akinètes d' <i>Aphanizomenon</i>	51
4.1 Parameter estimate and effect likelihood ratio tests for the logistic multiple regression used to predict factors driving blooms formation in lake Bromont.....	87

RÉSUMÉ

Au Québec depuis quelques années, il y a des problèmes de prolifération de cyanobactéries dans les lacs où les concentrations d'éléments nutritifs en surface sont faibles. Les causes ne sont pas encore comprises et nos recherches visent à trouver des réponses dans le couplage entre les variables environnementales, en particulier la turbulence et la distribution spatiale ainsi que le recrutement des cyanobactéries et des akinètes. Globalement, nos objectifs visent à comprendre l'effet des variables environnementales (turbulence, température, intensité lumineuse et nutriments) sur la dynamique du recrutement des akinètes ainsi que leur formation sur les filaments matures et leur sédimentation, ainsi que l'importance de ces variables sur la distribution spatio-temporelle des cyanobactéries dans la colonne d'eau. Le lac étudié est le lac Bromont (Estrie, Canada). Nous avons échantillonné toutes les semaines la colonne d'eau pendant la stratification quatre sites situés sur un transect (littoral vers pélagique). Le taux de recrutement a été évalué par l'utilisation de pièges installés au-dessus des sédiments. La température et l'intensité de la lumière ont été mesurées *in situ* et des échantillons d'eau furent récoltés pour mesurer les nutriments et déterminer l'abondance des cyanobactéries et des akinètes. La turbulence a été évaluée grâce une chaîne de thermisteur déployé *in situ* tout au long de la période libre de glace. Les résultats montrent que chez *Anabaena*, le recrutement d'akinètes est influencé par l'augmentation de l'intensité lumineuse dans l'eau, alors que pour *Aphanizomenon*, c'est l'augmentation des concentrations de phosphore dissous (DP) et d'azote dissous (DN) qui le favorise. Les variables qui influencent positivement la production d'akinètes chez *Ap. flos-aquae*, *An. flos-aquae*, *Ap. flexuosum* et *Ap. gracile* sont la diminution de la température et l'augmentation de l'azote oxydé dissous, chez *An. spiroides*, c'est l'augmentation de la température et des concentrations de DP et chez *An. solitaria*, c'est l'augmentation de la lumière combinée à l'augmentation de la concentration de DN la semaine précédente. Dans la colonne d'eau, les populations de cyanobactéries présentent une stratification verticale et une succession saisonnière, mais la composition des espèces tend à rester similaire entre la zone littorale et l'épilimnion de la zone pélagique. Les variables qui influencent la formation d'une efflorescence sont l'intensité de la turbulence, l'énergie lumineuse, la vitesse du vent la journée précédant l'échantillonnage et les précipitations.

Mots-clés : cyanobactéries, recrutement, akinètes, distribution spatio-temporelle, variables environnementales

INTRODUCTION

Au Québec, de plus en plus de lacs ont des problèmes de prolifération des cyanobactéries que l'on nomme efflorescences. Dans ce mémoire, nous identifions une efflorescence (Oliver et Ganf, 2000) une accumulation en surface de cellules de cyanobactéries, visible à l'œil nu. Afin de réduire l'ampleur de ce problème, il faut connaître les causes qui déterminent leur croissance excessive souvent associée aux perturbations causées par l'activité humaine. Les thèmes abordés dans ce mémoire traitent du début du cycle de vie des cyanobactéries (le recrutement) et de la dynamique de la distribution spatiale dans la colonne d'eau d'un lac stratifié et mésotrophe (phosphore total de 5 à 10 $\mu\text{g/L}$, Wetzel, 2006). Le recrutement est l'étape où les cyanobactéries et les cellules de résistance qui sont au niveau de l'interface eau-sédiment se retrouvent dans la colonne d'eau. Le but principal de ce travail est de trouver des réponses dans le couplage entre les variables environnementales (la température, la lumière, les éléments nutritifs et la turbulence), le recrutement des cyanobactéries en particulier des cellules de résistance des Nostocales, les akinètes et le phénomène d'efflorescence. De plus, l'importance des variables environnementales sur la distribution spatiale des cyanobactéries dans la colonne d'eau sera aussi évaluée.

Le mémoire commence par une introduction qui présente le sujet de recherche et les objectifs à atteindre. Puis le corps du travail est divisé en quatre chapitres. Le chapitre I présente une revue de la littérature et situe le sujet de l'étude parmi l'état de la connaissance actuelle. Le chapitre II présente les éléments méthodologiques soutenant les objectifs liés au projet.

Le chapitre III, « Variables environnementales qui contrôlent le recrutement des akinètes d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon* », est présenté sous forme d'article scientifique rédigé en français. Toutes les étapes de la démarche scientifique, l'élaboration d'un protocole d'échantillonnage, la collecte de donnée, l'analyse et la rédaction a été réalisée par moi-même sous la direction de D. Planas et la codirection de B. Beisner. Ce chapitre comporte trois de nos sept objectifs. Le premier est de déterminer quelles variables environnementales influencent le recrutement des akinètes à l'interface eau-sédiment. Le deuxième objectif est de déterminer la distribution spatio-temporelle de l'abondance des akinètes entre la zone littorale et la zone pélagique. Le troisième objectif est d'identifier quelles variables influencent la formation des akinètes sur les filaments matures.

Le chapitre IV, « Environmental drivers of cyanobacteria vertical distribution and abundance », est présenté sous forme d'article scientifique écrit en anglais. Toute la démarche scientifique ainsi que la rédaction a été réalisée par moi-même sous la direction de D. Planas et la co-direction de B. Beisner. Dans ce chapitre, quatre objectifs sont présentés. Le premier objectif est d'observer l'évolution de la distribution spatio-temporelle des cyanobactéries entre le littoral et la zone pélagique. Le deuxième objectif est de déterminer les variables environnementales (température, intensité lumineuse, turbulence et nutriments) qui influencent l'abondance des cyanobactéries à chaque site. Le troisième objectif est de déterminer lesquelles de ces variables expliquent la structure verticale et la coexistence des espèces de cyanobactéries. Finalement, le quatrième objectif est d'identifier les variables qui influencent la formation des efflorescences.

La méthode utilisée pour remplir nos objectifs et vérifier nos hypothèses est l'échantillonnage du terrain d'étude, le lac Bromont, suivi de l'interprétation des données récoltées *in situ*. Le lac a été visité une fois par semaine. À ce moment, nous avons collecté toutes les données nécessaires pour atteindre les objectifs, soient les

variables abiotiques et biotiques. Pour le recrutement, nous avons employé des pièges légèrement modifiés proposés par Verspagen *et al.* (2005). En plus de l'échantillonnage hebdomadaire, des données de température et de courant dans le lac ont été mesurées en continu. Pour les heures d'ensoleillement, nous avons utilisé les données enregistrées à la station de Frelishbourg par Environnement Canada. Les analyses statistiques ont été réalisées pour comprendre l'effet des variables environnementales sur le recrutement ou pour tenter d'expliquer la variabilité des variables biotiques en fonction des variables abiotiques et des covariables spatio-temporelles ou encore pour déterminer la périodicité des vents et des courants.

Le mémoire se termine par une conclusion qui présente la synthèse globale des chapitres et des travaux réalisés. La liste complète des références utilisées est présentée à la fin du mémoire.

CHAPITRE I

REVUE CRITIQUE DE LA LITTÉRATURE PERTINENTE

1.1 Les efflorescences

Les cyanobactéries sont des organismes procaryotes peuplant les milieux marins, les milieux aquatiques d'eau douce et les milieux terrestres depuis plus de 3,8 milliards d'années. Bien que leur présence soit ubiquitaire depuis très longtemps, leur abondance peut devenir une nuisance pour l'humain (Paerl, 1988; Dokulil et Teubner, 2000; Codd, 2000). Plusieurs auteurs affirment que les efflorescences sont causées par la présence de conditions optimales à leur croissance, par leur capacité à acquérir des ressources et par leur production de cellules de résistance (par ex. akinète) qui peuvent survivre longtemps dans les sédiments (Bostrom, Pettersson et Ahlgren, 1989; Head, Jones et Bailey-Watts, 1999; Tsujimura et Okubo, 2003; Verspagen *et al.*, 2005). Les efflorescences pourraient être dues à une combinaison entre des conditions environnementales exceptionnelles et les stratégies adaptatives des cyanobactéries qui ont la capacité de s'adapter aux conditions de leur environnement et d'optimiser l'exploitation de leur milieu (Reynolds, Oliver et Walsby, 1987). Par exemple, elles peuvent constituer des colonies, faire varier leur flottabilité grâce à des vacuoles gazeuses, excréter une gaine ou un mucilage et produire des cellules spécialisées pour capter l'azote atmosphérique quand les conditions environnementales sont propices (Reynolds, Oliver et Walsby, 1987; Laamanen, 1997; Adams et Duggan 1999). Notre travail tente d'établir les causes des

efflorescences de cyanobactéries dans les lacs où la charge externe en nutriment n'est pas excessive. Nous cherchons à trouver les conditions environnementales qui favorisent le déroulement de certaines étapes clés de leur cycle de vie. La figure 1.1, adaptée de Hense et Beckman (2006), illustre la production de cellules de résistance (CR), en fonction des conditions qui sont favorables ou défavorables à la croissance des cyanobactéries.

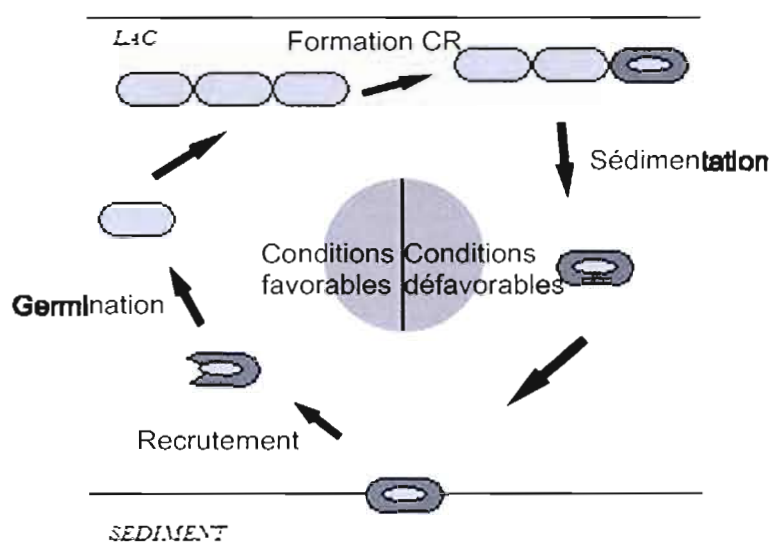


Figure 1.1 Cycle de vie des cyanobactéries lors de la production d'akinetes, figure adaptée de Hense et Beckman (2006).

Il a été avancé par Hansson (1993, 1996) et par Head, Jones et Bailey-Watts (1999) que les sédiments sont une source d'inoculation de phytoplancton pour des populations pélagiques. Ainsi, le succès du recrutement benthique peut être l'explication de la dominance des cyanobactéries et de la formation des efflorescences (Hansson, 1996). Pour les Nostocales, plusieurs auteurs proposent que le recrutement est plus abondant dans la région littorale, car celle-ci est soumise à l'effet des vagues et à des températures plus élevées (Rengefors, Gustafsson et Stahl-

Delbanco, 2004; Verspagen *et al.*, 2004). Afin de donner un pouvoir prédictif au recrutement observé, nous déterminerons les variables environnementales qui influencent le recrutement des akinètes *in situ* pouvant mener à la formation d'efflorescence. Les variables qui déclenchent la formation d'akinètes ont surtout été étudiées en culture (Sutherland, Herdman et Steward, 1985; Adams et Duggan, 1999; Tsujimura, 2004). Il nous semble important d'évaluer les conditions en milieu naturel qui stimulent leur production et leur sédimentation.

1.2 Le recrutement des cyanobactéries

Il y a deux types de cellules de résistance produites par les cyanobactéries. La première forme est l'hormogonie produite par les Nostocales, les Oscillatoriales et les Stigonemales (Anagnostidis et Komarek, 1988; Komarek et Anagnostidis, 1989). Alors que la seconde forme est l'akinète qui n'est produit que par les Nostocales. Dans le cas de cette étude, les formes de cellules de résistance qui seront étudiées sont les akinètes. Les cyanobactéries de l'ordre des Nostocales telles qu'*Anabaena* et *Aphanizomenon* ont la capacité de produire des akinètes sur des filaments matures. En général, les akinètes se développent après la croissance exponentielle des cyanobactéries en culture (Sutherland, Herdman et Steward, 1985). Ils se différencient des cellules végétatives par la présence d'une enveloppe épaisse pluristratifiée qui les recouvre et par l'augmentation de leur volume cellulaire due aux réserves, telles que les granules de cyanophycine, les corps polyédrales et les grains de glycogène (Miller et Lang, 1968; Wildman, Loescher et Winger, 1975, Cmiech, Leedale et Reynolds, 1988; Adams et Duggan, 1999). Cependant, ils sont dépourvus de grains de polyphosphate et de vésicules de gaz.

Nous définissons le recrutement, comme la migration verticale des cellules végétatives (cellules constituant les spécimens matures) et des akinètes (nom donné aux cellules de résistance produite par les Nostocales), de l'interface eau-sédiment vers la colonne d'eau. Ce mouvement est observé chez les cyanobactéries (Barbiero

et Welch, 1992; Barbiero et Kann, 1994; Head, Jones et Bailey-Watts, 1999; Brunberg et Blomqvist, 2003; Stahl-Delbanco, Hansson et Gyllstrom, 2003, Verspengen *et al.*, 2005). Les processus initiant le recrutement sont encore peu connus ou restreints à quelques espèces. Si l'on catégorise les facteurs énoncés dans la littérature qui ont un impact sur le recrutement, on peut distinguer des variables favorisant un recrutement d'origine passive tel que la turbulence et la bioturbation et d'autres variables favorisant un recrutement d'origine active résultant d'une modification de la flottabilité, comme la lumière, la température et les nutriments (Walsby, 1973; Reynolds, Oliver et Walsby, 1987; Hansson, 1993 et 1996; Oliver, 1994; Stahl-Delbanco et Hansson, 2002; Rengefors, Gustafsson et Stahl-Delbanco, 2004). Nous voulons évaluer l'impact de ces variables en milieu naturel.

La zone littorale semble être importante pour le taux de recrutement total d'un lac (Karlsson-Elfgren et Brunberg, 2004; Rengefors, Gustafsson et Stahl-Delbanco, 2004). Les sédiments de cette zone sont plus souvent soumis à l'effet des courants induits par le brassage éolien, à une plus grande intensité lumineuse et à des variations de température de plus forte amplitude que les sédiments de la zone profonde (Rengefors, Gustafsson et Stahl-Delbanco, 2004). L'observation de l'existence d'un recrutement différentiel entre plusieurs régions d'un lac, nous a fait opter pour l'évaluation du recrutement selon un transect horizontal avec quatre sites de profondeurs différentes et orienté selon l'axe des vents dominants.

1.2.1 Le recrutement passif

Les lacs sont des systèmes physiques complexes dont les flux d'énergie sont influencés par des forces externes comme le vent, l'aire de la surface d'échange de la chaleur avec l'atmosphère et l'intensité des courants (Marti et Imberger 2008). Les ondes internes, la circulation de Langmuir et les mouvements de la thermocline sont des phénomènes liés à la turbulence induite par le vent (Lemmin, 1995; Hansson et

Brönmark, 2005). La circulation des masses d'eau dans un lac à grande et à petite échelle détermine la distribution spatiale des composantes chimiques et biologiques d'un écosystème aquatique (MacIntyre, Romero et Kling, 2002; Marti et Imberger 2008). La turbulence est une circulation à petite échelle qui agite les particules d'eau et cette énergie est dissipée selon le gradient de vitesse en se brisant de façon chaotique (Reynolds, 2006). Elle peut provenir d'un brassage local ou du frottement de l'onde interne à l'interface eau-sédiment dans un lac stratifié et induit la resuspension des sédiments (Thorpe et Jiang, 1998; MacIntyre, Romero et Kling, 2002; Marti et Imberger, 2008). Donc, les sédiments d'un lac et plus précisément au niveau de l'interface eau-sédiment où repose les plus récents dépôts de cellules algales, sont soumis à l'effet de la turbulence.

L'interface eau-sédiment est décrite comme la région constituée de la couche d'eau située juste au-dessus des sédiments. Dans cette couche qui a une température uniforme, les transferts de nutriments peuvent être effectués grâce au fort gradient d'oxydo-réduction (Gloor, West et Munnich, 1994; Marti et Imberger, 2006). Cette couche d'eau constitue la couche limite benthique (benthic boundary layer; MacIntyre *et al.*, 1999) et elle revêt une grande importance dans les processus biogéochimiques d'un lac.

1.2.2 Le recrutement actif

La flottabilité issue de la production de vacuoles de gaz semble être un autre moyen pour le recrutement des cyanobactéries (Rengefors, Gustafsson et Stahl-Delbanco, 2004). Certains auteurs (Reynolds, Oliver et Walsby, 1987) affirment que lorsque le transport via la turbulence est faible, le mouvement des cyanobactéries est alors induit par la variation de leur flottabilité. Pour *Microcystis* (Reynolds, Oliver et Walsby, 1987; Verspagen *et al.*, 2004) et *Planktothrix agardhii* (Poulickova, Hasler et Kitner, 2004; Halstvedt *et al.*, 2007), la production de vacuoles gazeuses serait

l'une des causes de leur recrutement. La température et la lumière pourraient activer les processus métaboliques des cyanobactéries liés à la production de vacuoles gazeuses ou encore liés à la réduction de la densité intracellulaire par la consommation des réserves de carbohydrates dont le résultat sera l'acquisition d'une flottabilité positive (Walsby, 1973 ; Reynolds, Oliver et Walsby, 1987; Oliver, 1994). Head, Jones et Bailey-Watts (1999) ont trouvé une plus grande accumulation de cyanobactéries ayant des vacuoles gazeuses dans les pièges de recrutement installés dans les zones littorales lorsque la température était plus basse.

1.3 La dynamique des akinètes

Il y a une certaine dichotomie concernant le rôle des akinètes, c'est-à-dire cellule différenciée des cellules végétatives, leur abondance au niveau des sédiments et leur importance dans la pérennité de l'espèce. Hansson (1996), Head, Jones et Bailey-Watts (1999) et Baker et Bellifemine (2000) concluent qu'une quantité considérable de cellules de résistance benthiques est nécessaire pour le maintien d'une efflorescence et que le taux de recrutement benthique des cyanobactéries serait le facteur essentiel pour l'initiation de leur dominance dans la communauté de phytoplancton. Selon les résultats de Kovacs, Koncz et Voros (2003) pour les espèces productrices d'akinètes, une abondance de $1,9 \times 10^4$ akinètes par centimètre cube est suffisante pour produire une efflorescence massive de cyanobactéries. Mais d'autres faits montrent que la régénération de la population planctonique d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon* pourrait être induite par les cellules végétatives qui n'ont pas perdu leur potentiel de se multiplier après la période d'hivernation (Reynolds, 1971; Rother et Fay, 1979; Livingstone et Jaworski, 1980). Il semble donc que la production d'akinètes n'est pas nécessaire pour la péremption des espèces qui en produisent (Jones, 1979). Mais les akinètes ont la capacité de survivre long terme à l'absence de lumière, à de faibles températures et même qu'ils supportent un état de dessiccation (Sutherland, Herdman et Steward, 1985; Adams et Duggan, 1999; Tsujimura, 2004).

Cela suggère que leur fonction est d'assurer la survie de l'espèce dans des conditions extrêmes tout en gardant la capacité d'entrer en germination lorsque les conditions redeviennent favorables à leur croissance (Paerl, 1988). D'autres voient la fonction des akinètes en terme de survie aux conditions de stress plutôt qu'une survie à des conditions extrêmes (par ex. l'hiver), puisque leur germination aurait lieu sur les sédiments à l'automne (Cmiech, Reynolds et Leedale, 1984; Kim *et al.*, 2005).

1.3.1 Le recrutement des akinètes et leur germination

Les arguments mentionnés ci-haut ne vont pas à l'encontre du fait que les akinètes pourraient être remis en suspension par l'action de la turbulence ou encore effectuer un recrutement actif par la réduction de leur densité intracellulaire. Wildman, Loescher et Winger (1975) ont démontré qu'il y a formation de vacuoles gazeuses en plus de la perte des granules de cyanophycine chez les akinètes qui ont commencé à germer. Braune (1979) affirme que les granules de cyanophycine sont dégradées par l'activation d'enzymes hydrolytiques libérant les protéines lors de la germination. Pour quelques auteurs, les facteurs déclenchant la germination des akinètes sont l'exposition à la lumière et la température (Kezhi, Guoliang et Cheng, 1985; Rai, Rao et Singh, 1988; Baker et Bellifemine, 2000; Kim *et al.*, 2005). Une courte période d'exposition à la lumière ou une petite variation de l'intensité lumineuse serait suffisante pour induire des processus physiologiques caractérisant la germination. Les akinètes germent généralement dans la gamme de température associée leur croissance (Yamamoto, 1976). Reynolds (1971 et 1972) propose pour une espèce, *Anabaena circinalis*, qu'il faudrait qu'il y ait une circulation des akinètes dans la colonne d'eau pour déclencher leur germination. Karlsson-Elfgren et Brunberg (2004) mentionnent aussi que la resuspension influencerait la germination des akinètes. Ce mouvement de migration verticale exposerait l'akinète aux ressources essentielles à sa germination. Jusqu'à présent, le recrutement des akinètes n'est pas très bien documenté. Plusieurs auteurs proposent que la germination des

akinètes et leur développement à lieu au niveau des sédiments avant le recrutement (Head, Jones et Bailey-Watts, 1999; Baker et Bellifemine, 2000; Karlsson-Elfgren et Brunberg, 2004; Rengefors, Gustafsson et Stahl-Delbanco, 2004). Cependant, nos observations préliminaires (été 2007) indiquaient la présence d'akinètes dans les pièges de recrutement. Donc, il y aurait un recrutement de ces derniers et nous aimerions déterminer quelles variables environnementales influencent leur recrutement.

1.3.2 La formation des akinètes

Les processus internes menant à la différenciation cellulaire des akinètes semblent être liés à des facteurs environnementaux (consulter Tab. 1.1 synthèse). La diminution des éléments nutritifs, et plus particulièrement le phosphore entraînerait la formation des akinètes (Adams et Duggan, 1999). Ce fait a aussi été démontré chez *Aphanizomenon flos-aquae* (Jones, 1979) en milieu naturel et chez *An. circinalis* (van Dok et Hart, 1996) en culture. Par contre, selon Li, Watanabe et Watanabe (1997) et Rother et Fay (1979), la limitation en phosphore ne semble pas être un facteur déterminant pour la formation de cellules de résistance chez les *Anabaena* sp. et *Ap. flos-aquae*. Par exemple, chez *Anabaena flos-aquae*, l'initiation de la formation des akinètes se produit 30 jours après une limitation en azote et en phosphore alors que chez une autre espèce, *Anabaena spiroides*, une limitation en nutriment n'entraîne pas la formation d'akinètes. De plus, pour *An. flos-aquae*, une diminution de la température de 20 °C à 15 °C déclenchera la formation d'akinètes en 17 jours, alors que la même variation de température stimulera la formation d'akinète en seulement 7 jours chez *An. spiroides* (Li, Watanabe et Watanabe, 1997). Donc, l'effet de la température semble plus rapide que l'effet d'une limitation en éléments nutritifs. Tous ces travaux sur la production d'akinètes sont réalisés en culture avec des conditions stables où l'un des facteurs varie sans que les autres soient modifiés. Dans un système naturel, les changements de conditions sont plus complexes. Nous

voulons vérifier l'influence des variables environnementales sur la production d'akinète sur des populations d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon* en milieu naturel.

Tableau 1.1 Présentation synthèse des études traitant de la formation des akinètes sur les filaments matures de certaines espèces de Nostoccales en fonction du milieu et des variables observées

Milieux	Auteurs	Espèces	Variables
review	Adams et Duggan, 1999	<i>Anabaena</i> sp.	Éléments nutritifs
naturel	Jones, 1979	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	Éléments nutritifs, pH
culture	van Dok et Hart, 1996	<i>Anabaena circinalis</i>	Éléments nutritifs
culture	Li, Watanabe et Watanabe (1997)	<i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Anabaena spiroides</i>	Éléments nutritifs, Température
culture	Rother et Fay (1979),	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	N-glycyl-glycine, Éléments nutritifs, intensité lumineuse

1.3.3 La sédimentation des akinètes

Lorsqu'un akinète se forme sur un filament mature, le nombre de vésicules de gaz diminue (Wildman, Loescher et Winger, 1975) augmentant ainsi sa densité intracellulaire et entraînant sa sédimentation. Kravchuk, Ivanova et Gladyshev (2002) ont observé la formation de deux types d'akinètes ayant une morphologie différente chez *An. flos-aquae*. Un premier morphotype formé au printemps a un petit diamètre et un contenu cellulaire homogène. Alors qu'au cours de l'été, un second morphotype de plus gros diamètre et dont le contenu cellulaire est composé de granules de cyanophycine est formé. Chaque morphotype serait adapté à survivre à des conditions différentes et n'aurait pas exactement les mêmes fonctions. Le premier servirait à maintenir la population pélagique saisonnière, car il ne pourrait pas survivre aux

conditions défavorisant la croissance. Alors que le second morphotype servirait à la formation de cellules de résistance pour la pérennité annuelle ou multiannuelle. Mais la différence physiologique n'est pas encore clairement définie. Selon ce principe, le nombre d'akinètes formés ne serait pas égal au nombre d'akinètes sédimentés, puisqu'il y aurait germination dans la colonne d'eau.

Nous postulons que les sédiments représentent une importante banque de réserve d'akinètes et de cellules végétatives viables (cellules végétatives provenant des filaments matures) pour le maintien interannuelle des populations pélagiques lors de la saison en eaux libres. Car, la régénération des populations de cyanobactéries passe par la formation d'akinètes ou par le fractionnement des cellules végétatives. Nous postulons aussi que le taux de recrutement sera plus important dans la zone littorale par rapport à la zone profonde. Au niveau des sédiments, l'intensité lumineuse est plus faible dans les zones profondes et les zones littorales sont plus affectées par l'effet du brassage.

1.4 La distribution verticale des cyanobactéries

Pour que les cellules des cyanobactéries deviennent pleinement actives, c'est-à-dire qu'elles effectuent leur activité photosynthétique et qu'elles se multiplient, elles requièrent la présence de ressources telles que la lumière et les éléments nutritifs. Leurs exigences pour la croissance diffèrent entre les espèces. Dépendamment de leur position dans la colonne d'eau, les cyanobactéries seront exposées à des gradients de ressources qui ne sont pas toujours optimaux à leur croissance. Selon ce fait, le déplacement vertical des cyanobactéries dans la colonne d'eau pourrait représenter une importante stratégie pour l'optimisation de leur exposition aux ressources. Selon la théorie de l'«algal game» de Klausmeier et Litchman (2001) elles se positionnent afin d'être exposées de manière optimale entre les gradients de lumière et des nutriments. Nous nous demandons, quelles variables

environnementales influencent la distribution spatio-temporelle des cyanobactéries dans un lac ayant de forts gradients de température et de lumière mais également de nutriments. Ainsi, nous déterminerons la distribution spatio-temporelle des cyanobactéries pendant la période de stratification thermique et chimique.

Cette revue de la littérature nous a permis de voir que la dynamique du recrutement des cyanobactéries et des akinètes n'est pas encore bien comprise. Nous considérons que l'interaction de certaines variables environnementales pourrait influencer le recrutement et la distribution spatiale des cyanobactéries dans des lacs stratifiés avec un épilimnion pauvre en éléments nutritifs. Il y a plusieurs études faites sur les variables environnementales qui influencent le recrutement et la croissance des cyanobactéries nocives soit en laboratoire ou dans des lacs eutrophes et hypereutrophes. L'originalité de notre étude provient du fait que le milieu étudié sera un lac mésotrophe (phosphore total de 5 à 10 $\mu\text{g/L}$, Wetzel, 2006) avec de faibles concentrations de nutriment dans la zone de mélange (épilimnion), mais qui présente des cas récurrents d'efflorescence de cyanobactéries. Nous voulons déterminer l'influence de certaines variables (la turbulence, la température, l'intensité de la lumière dans l'eau et la concentration en nutriments dissous dans l'eau) sur le recrutement, l'abondance et la distribution spatiale des cyanobactéries dans la colonne d'eau.

Nos objectifs sont regroupés par chapitre selon le sujet principal. Les objectifs du chapitre III qui traitent du recrutement des akinètes sont 1) de déterminer quelles variables environnementales (la turbulence, la température, l'intensité de la lumière et les nutriments) influencent le recrutement des akinètes provenant de l'interface eau-sédiment, 2) de déterminer s'il y aura une différence spatiale entre l'abondance des akinètes de la zone littorale et de la zone pélagique et 3) d'identifier parmi ces variables, celles qui influencent la formation des akinètes sur les filaments matures. Les objectifs du chapitre IV qui traitent de la distribution spatio-temporelle des

cyanobactéries pélagiques sont 1) d'observer leur distribution horizontale entre le littoral et la zone pélagique, 2) de déterminer quelles variables (température, intensité lumineuse, turbulence et nutriments) influencent leur abondance à chaque site, 3) de déterminer lesquelles de ces variables expliquent la structure verticale et la coexistence des espèces de cyanobactéries et finalement, 4) d'identifier les variables qui influencent la formation d'efflorescence.

CHAPITRE II

ÉLÉMENTS DE LA MÉTHODOLOGIE

2.1 Site d'étude

Afin d'atteindre nos objectifs et vérifier nos hypothèses, nous avons fait l'échantillonnage au lac Bromont (45°16' N, 72°40' W) situé dans la région de l'Estrie, dans la province de Québec (Canada) (Fig 2.1). Ce lac a été choisi, car il a connu au cours des dernières décennies des épisodes d'efflorescence de cyanobactéries, bien qu'il a peu d'éléments nutritifs dans la zone photique (mésotrophe, phosphore total de 5 à 10 µg/L, Wetzel, 2006). C'est un lac stratifié à l'été ayant une profondeur maximale de 7,2 mètres couvrant une superficie de 0,45 km². Il est couvert de glace de décembre au début mai et il est normalement stratifié de la fonte des glaces jusqu'au début du mois d'octobre.

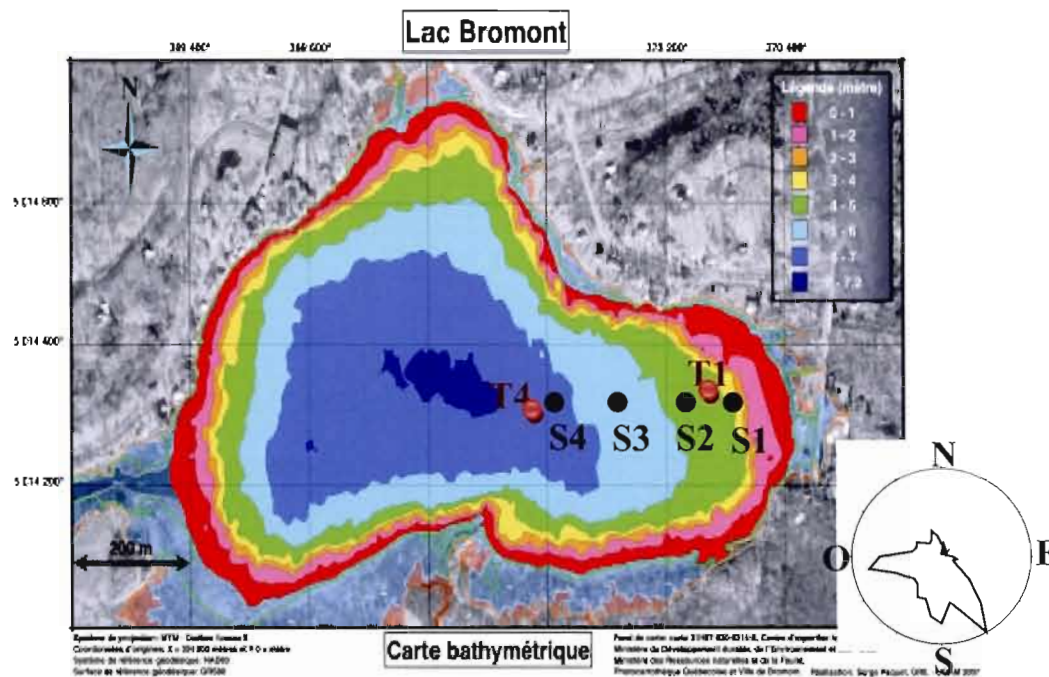


Figure 2.1 Carte bathymétrique du lac Bromont. Les points noirs présentent la localisation des quatre sites échantillonnés et les points rouges, la localisation des chaînes de thermisteurs. La direction des vents dominants est illustrée dans la rose des vents pour la période du 3 juin au 20 octobre

2.2 Stratégies d'échantillonnage

Le lac a été visité une fois par semaine, entre le mois de juin et le mois d'octobre 2008 afin de cibler une plus grande période de recrutement et de croissance planctonique. Les quatre sites d'échantillonnage ont été disposés selon un transect de la zone littorale vers le centre du lac orienté dans l'axe est-ouest et influencé par le vent d'ouest (Fig. 2.1). Le site S1 à une profondeur maximale de 3 m, le site S2 à une profondeur de 4 m, le site S3 à 5 m de profondeur et le site S4, à 6 m. Nous avons échantillonné à 0,5 m au-dessus des sédiments pour les sites S2 et S3. Pour le site S1, la colonne d'eau a été échantillonnée à 1,5 m. Pour le site S4, nous avons

échantillonné l'épilimnion, le métalimnion et l'hypolimnion (profondeurs variables selon l'évolution de la profondeur de la thermocline).

2.2.1 Données physico-chimiques

Lors des sorties hebdomadaires, des données physico-chimiques ont été prises à chaque site. Mais en plus de l'échantillonnage hebdomadaire, des données de température du lac ont été mesurées en continu à l'aide d'une chaîne de thermisteurs. Les données environnementales sont très importantes, car elles permettent d'expliquer les variations dans la structure des populations des cyanobactéries dans l'évolution de leur abondance ainsi que de leur recrutement.

2.2.1.1 Oxygène dissous et lumière

Les profils d'oxygène dissous ont été faits à l'aide d'une multisonde YSI 6920 (YSI Environmental, San Diego, CA). Les mesures étaient prises à tous les 0,5 m, de la surface jusqu'aux sédiments, entre 10 h et 14 h à tous les sites.

L'intensité lumineuse à laquelle les algues ainsi que les cyanobactéries sont exposées est très importante à déterminer puisque dans les lacs stratifiés la lumière et les nutriments forment des gradients inverses qui peuvent influencer le positionnement du phytoplancton, comme les cyanobactéries, dans la colonne d'eau. Les valeurs horaires de radiations solaires totales incidentes ont été obtenues à partir de la station météorologique de Frelighsburg située à 25 km au sud-ouest du lac (Pyranomètre LI-200S, Service météorologique du Canada, Environnement Canada). La représentativité des données de cette station par rapport aux données locales du lac a été vérifiée par Pannard *et al.* (soumis). Les valeurs obtenues sont en Joules par seconde par mètre carré et sont transformées en micromole de lumière active pour la photosynthèse (PAR) en multipliant par 2,1 ($1 \text{ J/m}^2\text{s} = 4,601 \text{ } \mu\text{E/m}^2\text{s}$, valeur multipliée par un facteur de 0,45 tiré de Nixdorf, Mischke et Rucker (2003)). Cela

permet de corriger les valeurs pour la fraction visible de la radiation totale incidente mesurées par le pyronomètre et pour les pertes dues à la réflexion par la surface de l'eau. Une moyenne journalière de ces valeurs a été calculée. Les jours d'échantillonnage, la pénétration des radiations photosynthétiquement actives dans l'eau a été mesurée à tous les 0,5 m à l'aide d'un quantimètre (Licor LI-1400, Lincoln, Nebraska, USA) équipé d'une sonde air (2π) LI-190SA et d'une sonde eau sphérique (4π) LI-193SA. Ces mesures ont permis de calculer le pourcentage de diffusion de la lumière dans la colonne d'eau et de déterminer la quantité de lumière qui atteint les sédiments et qui est biologiquement disponible pour les akinètes et les cellules végétatives.

2.2.1.2 Dosage des nutriments

Les mesures de concentrations des nutriments sont très importantes pour déterminer la quantité disponible pour soutenir la croissance algale. Des échantillons d'eau ont été prélevés avec une bouteille Van Dorn à tous les sites et ils ont été filtrés sur des filtres nucléopore en polycarbonate ($0,45\ \mu\text{m}$) pour les analyses de nutriments dissous : phosphore total dissous (DP), azote total dissous (DN) et nitrites/nitrates (NO_x). De l'eau non filtrée a été sous-échantillonnée pour les analyses de phosphore total (TP) et d'azote total (TN). En laboratoire, les échantillons de TP, DP, TN et DN sont digérés au persulfate à l'autoclave. Les concentrations de TP et DP sont quantifiées par la méthode de colorimétrie (Murphy et Riley, 1962). Le TN et le DN suite à la digestion sont réduits en nitrite puis mesurés par colorimétrie selon la méthode de Morris et Riley (1963) modifiée par Stainton, Capel et Armstrong (1974).

2.2.1.3 Turbulence

Afin de vérifier l'impact de la turbulence sur la structure verticale des populations de cyanobactéries ainsi que pour déterminer s'il y a des liens entre les épisodes de turbulence et le recrutement des cyanobactéries, la turbulence a été

évaluée à partir des données mesurées en continue *in situ* à l'aide de chaînes de thermisteurs (Fig. 2.1), dont chaque senseur (Hobo water temp pros, Onset Computer Corporation, Bourne, USA, précision $\pm 1^\circ\text{C}$) est attaché à une distance de 0,5 m l'un de l'autre. Les mesures ont été enregistrées aux 15 minutes. Les données recueillies nous permettent de connaître la stratification et les variations spatio-temporelles des différentes couches d'eau. De plus, elles nous ont permis de calculer la fréquence de Brunt-Väisälä à la puissance 2 ($N^2 \text{ s}^{-1}$) aussi appelé fréquence de flottabilité qui est reliée au gradient de densité à une profondeur spécifique (z). Elle est calculée avec la formule de Thorpe et Jiang (1998) :

$$N^2 = -(d\rho/dz)(g/\rho)$$

où ρ est la densité de l'eau calculée à partir de la température et g l'accélération gravitationnelle. Plus la valeur de N^2 est élevée plus le lac est stable, ainsi nous utilisons cette variable comme indice de stabilité ou de turbulence (lorsque la valeur tend vers zéro). Le N^2 permet de déterminer l'effet de la turbulence à une profondeur donnée. Nous avons aussi mesuré le « Lake number » (L_N) (Imberger and Patterson, 1990) qui est le ratio entre la flottabilité associée à la stratification thermique et le mélange induit par le forçage par le vent. Le L_N est calculé grâce à l'équation suivante :

$$L_N = \frac{S_t(H-h_t)}{u_*^2 A_S^{3/2}(H-h_v)}$$

où S_t est la stabilité du lac, H est la profondeur maximale du lac, h_t est la hauteur de la masse d'eau comprise entre les sédiments et la thermocline, u_* est la vitesse de l'eau due aux vents, A_S est l'aire totale du lac et h_v est la hauteur de la colonne d'eau où sont localisées les chaînes de thermistance. Une valeur de L_N qui est inférieure à 1 signifie que la colonne d'eau est entièrement mélangée. Une valeur près de 1 indique qu'il y a des remontées d'eau provenant de l'hypolimnion. Une valeur entre 1 et 12

indique qu'il y a présence d'ondes internes et une valeur supérieure à 12 signifie qu'il y a des conditions stables et calmes.

La stabilité du lac est calculée de la manière suivante (Imberger et Patterson, 1990):

$$S_t = \frac{1}{\rho_o} \int_0^H g(h_v - z) \rho_z A_z dz$$

où ρ_o est la moyenne de la densité de l'eau (1000 kg m^{-3}), g est la constante gravitationnelle, A_z est l'aire du lac à une profondeur z et ρ_z la densité de l'eau à une profondeur z . La vitesse de l'eau due aux vents est calculée de la manière suivante (Imberger et Patterson, 1990):

$$u_* = U \sqrt{C_D^s \rho_a / \rho_o}$$

où U est la vitesse du vent à une hauteur de 10 m (m s^{-1}) au-dessus du sol, ρ_a est la densité de l'air et C_D^s est le coefficient de traînée du vent ($1,3 \times 10^{-3}$) (Imberger et Patterson, 1990).

2.2.2 Données biologiques

L'évaluation de l'abondance des populations des cyanobactéries est essentielle pour tous les objectifs de ce travail. En effet, l'identification, le dénombrement des individus et des akinètes permettent de déterminer la structure spatiale et temporelle des populations et la présence d'akinètes lors du recrutement et sur les filaments matures.

2.2.2.1 Fluorescence et chlorophylle *a*

L'utilisation d'une sonde de type FluoroProbe (BBE Moldaenke GmbH, Kiel-Kronshagen, Allemagne) a permis d'évaluer *in situ* l'abondance relative des grands groupes d'algues et la biomasse des cyanobactéries dans la colonne d'eau basée sur la fluorescence de leurs pigments principaux (Tab. 2.1) (Beutler *et al.* 2002). Les valeurs obtenues nous ont permis d'évaluer l'abondance relative des différents groupes d'algues. Deux régressions simples ont été obtenues pour déterminer la relation entre les valeurs mesurées par la sonde fluoroprobe et les valeurs d'abondance cellulaire évaluées au microscope et les valeurs mesurées par la sonde fluoroprobe et les valeurs de la chlorophylle *a* dosées par spectrophotométrie.

Tableau 2.1 Longueurs d'onde spécifiques émises par la sonde BBE Fluoroprobe et les pigments associés qui caractérisent les groupes d'algues et les substances humiques dans l'eau

Longueur d'onde	Pigments	Groupe algal
370 nm	substances humiques dans l'eau	
450 nm	chlorophylle <i>a</i> et <i>b</i>	Chlorophycées
525 nm	xanthophylle fucoxanthine et peridine	Bacillariophycées et Dinophycées
570 nm	phycoérythrine	Cryptophycées
610 nm	phycocyanine	Cyanophycées

Le dosage de la chlorophylle *a* est mesuré à partir d'un volume d'eau du lac connu qui est filtré sur un filtre GF/F sous lumière verte et est ensuite congelé à -80 °C. Suite à l'extraction à l'éthanol chaud (Nusch, 1980), le dosage est fait par spectrométrie à une longueur d'onde de 665 nm puis à 750 nm avant et après une

acidification au HCl (0,01N) ce qui nous permet de soustraire la chlorophylle *a* dégradée (phéopigments) suivant la formule suivante (Sartory et Grobbelaar, 1984) :

$$\text{Chlorophylle } a: (\mu\text{g/L}) = (29,5 \times v (Ab-A)) / (V \times L)$$

Où *Ab* est la soustraction de l'absorbance à 750 nm avant l'acidification à l'absorbance à 665 nm avant l'acidification, *A* est la soustraction de l'absorbance à 750 nm après l'acidification à l'absorbance à 665 nm après l'acidification, *v* est le volume d'extraction chlorophyllienne en ml, *V* est le volume d'eau filtré litre et *L* est l'épaisseur de la cuvette en cm.

2.2.2.2 Abondance pélagique

Lors de la période d'échantillonnage, l'abondance pélagique des cyanobactéries, leur identification à l'espèce et l'abondance des akinètes ont été évaluées. Les sous-échantillons d'eau ont été prélevés à l'aide d'une bouteille van Dorn et ils sont préservés au Lugol acidifié (Steedman, 1976). Le comptage des cellules végétatives, des filaments et des akinètes a été fait à l'aide d'un microscope inversé (Leica DMIRB) suivant la méthode standard de Utermöhl (Lund, Kipling and Le Cren, 1958).

2.2.2.3 Mesures du recrutement et de la sédimentation

À chaque site, le recrutement des cyanobactéries a été mesuré à l'aide de pièges de recrutement élaborés à partir du modèle de Verspagen *et al.* (2005) installés en permanence de juin à octobre dans le lac à une distance de 10 cm de l'interface eau-sédiment (Fig. 2.2). Chaque piège consiste en un tube de plastique noir opaque ayant un volume total de 700 ml. L'extrémité du haut est fermée à l'aide d'un bouchon étanche et amovible alors que l'extrémité au-dessus des sédiments est ouverte et couvre une surface de 20 cm² de sédiment. À l'intérieur de chaque tube, à

10 cm du bord, il y a un entonnoir qui empêche le contenu de ressortir après qu'il soit entré dans le tube et de s'écouler lors de la remontée des pièges à la surface.

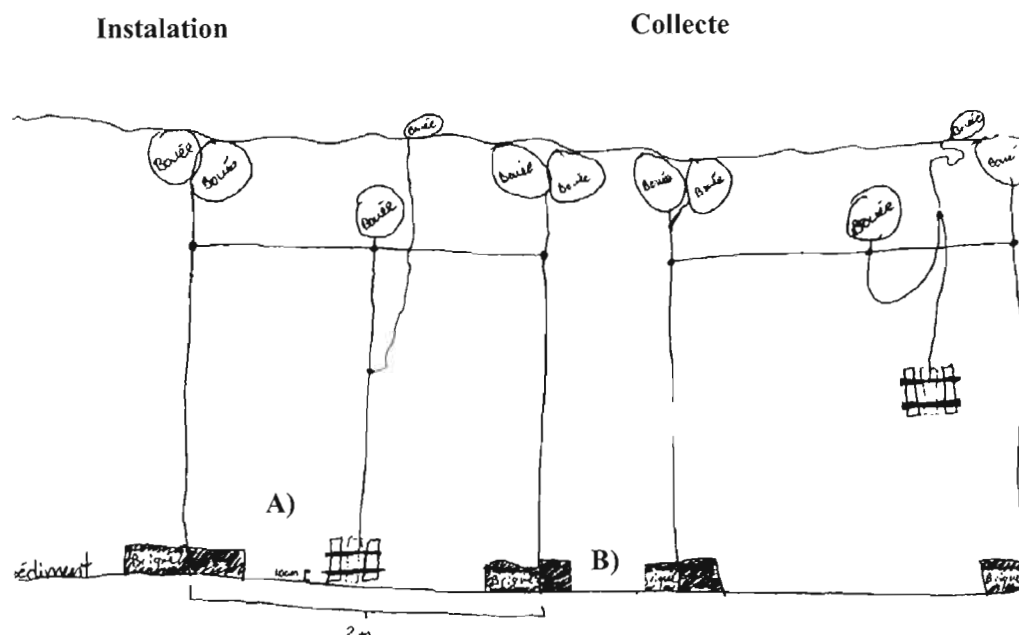


Figure 2.2 Illustration de la collecte des pièges de recrutement. A) Les pièges et B) les briques

La sédimentation est quantifiée grâce à des pièges de sédimentation élaborés sous le même modèle (volume et diamètre) que les pièges de recrutement, mais dont l'ouverture est située vers le haut à une distance d'un mètre des sédiments. Les contenus des pièges de recrutement et de sédimentation ont été récoltés une fois par semaine et conservés grâce à l'ajout d'une solution de Lugol acidifiée. L'évaluation de l'abondance des cyanobactéries a été faite de la même manière que l'abondance pélagique.

Le taux de recrutement et de sédimentation est calculé de la manière suivante :

$$R \text{ ou } S_d = \frac{A \times V}{S \times dJ}$$

Où R est le taux de recrutement (cellule/cm²) et S_d est le taux de sédimentation (cellule/cm²). A est l'abondance dénombrée au microscope (cellule/L), V est le volume collecté à l'intérieur de chaque tube de plastique noir (L), S est la surface de sédiment couvert par l'ouverture du tube noir en plastique (cm²) et dJ est la différence de jour qu'il y a entre deux période d'échantillonnage (jour).

Les sédiments du lac ont été échantillonnés à l'aide d'un carottier à gravité afin de déterminer la quantité d'akinètes qui s'y trouvait. Les carottes de sédiments ont été prélevées en 2008 dans la zone profonde (S4) du lac en hiver (19 février 2008), au printemps (21 mai 2008), au milieu de l'été (30 juillet 2008) et à la fin de l'été (13 septembre 2008). Dans la zone littorale (S1) les carottes de sédiments ont été prélevées seulement pendant la période libre de glace (21 mai, 30 juillet et 13 septembre 2008). Le premier centimètre de sédiment a été prélevé et sous-échantillonnés, pesés et dilués, puis conservés avec une solution de Lugol acidifiée pour des analyses et dénombrements ultérieurs. D'autres sous-échantillons ont été séchés puis brûlés à 500 °C pendant 3 h pour déterminer la quantité de matière organique par gramme de sédiments secs.

2.3 Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées pour comprendre l'effet des variables environnementales sur le recrutement ou pour tenter d'expliquer la variabilité de la structure spatiale des cyanobactéries et des efflorescences. La plupart des analyses statistiques ont été faites à l'aide des logiciels JMP IN version 7 (SAS Institute, inc. Cary, NC) et CANOCO version 4.5 (ter Braak, 1990). Les relations

entre la biomasse mesurée au microscope, la chlorophylle *a* mesurée au spectrophotomètre et les valeurs de fluorescence sont déterminées par des régressions multiples. D'autres régressions multiples ont été calculées pour déterminer les variables qui influencent le recrutement des akinètes et leur formation sur les filaments. Des régressions logistiques ont également été utilisées pour déterminer quelles variables environnementales permettent de prédire la présence d'une efflorescence en surface. Une analyse de composantes principales a été exécutée pour caractériser les sites en fonction des variables environnementales mesurées. Pour déterminer quelles variables environnementales influencent le recrutement des cyanobactéries et leur abondance dans la colonne d'eau, des analyses de redondance (RDA) ont été appliquées entre les variables biotiques, les données abiotiques et une matrice de covariable prenant en considération les variations spatio-temporelles liées à la séquence d'échantillonnage.

CHAPITRE III

VARIABLES ENVIRONNEMENTALES QUI CONTRÔLENT LE RECRUTEMENT DES AKINÈTES D'*ANABAENA* ET D'*APHANIZOMENON*

Ce chapitre a été rédigé sous la forme d'article pour une publication dans une revue scientifique. Tout le processus scientifique sous-tendant cette démarche ainsi que la rédaction a été réalisée par M. Jourdain sous la direction de D. Planas et la codirection de B. Beisner. Afin de ne pas mêler le lecteur, ce chapitre traite que des espèces d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon*, alors que le chapitre IV traite de la dominance de *P. agardhii* et de sa distribution spatiale ainsi que celle d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon*.

3.1 Résumé

L'étude du phénomène de recrutement des cyanobactéries et notamment des Nostocales à partir des sédiments vers la colonne d'eau est très importante pour une gestion éventuelle des efflorescences de cyanobactéries. Cependant, le recrutement des akinètes n'est pas encore bien compris. Cette étude traite des effets des variables physiques et chimiques sur le recrutement des akinètes d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon*. Les objectifs de cette étude sont 1) de déterminer l'influence de la turbulence, la température, l'intensité de la lumière et les nutriments sur le recrutement des akinètes provenant de l'interface eau-sédiment, 2) de déterminer s'il y a une différence dans l'abondance des akinètes et du taux de recrutement entre la zone littorale et la zone pélagique et 3) d'identifier parmi les variables mesurées, celles qui influencent la formation des akinètes sur les filaments matures. Le site d'étude est le lac Bromont (Québec, Canada). Nous avons récolté des données toutes les semaines sur quatre sites, selon un transect de la zone littorale vers la zone pélagique. Nous avons évalué le recrutement et la sédimentation par l'emploi de pièges et nous avons échantillonné la colonne d'eau à chaque site pour mesurer les nutriments et identifier les akinètes et les cyanobactéries. À chaque échantillonnage, nous avons mesuré *in situ* la température et le profil de lumière. La turbulence a été évaluée par l'emploi d'une chaîne de senseur à température. Des échantillons de sédiments ont aussi été prélevés quatre fois durant l'année dans la zone littorale et profonde. Nos résultats ont permis de déterminer que chez *Anabaena*, le recrutement d'akinètes est influencé par l'augmentation de l'intensité lumineuse dans l'eau, alors que pour *Aphanizomenon*, c'est l'augmentation des concentrations de phosphore dissous (DP) et d'azote dissous (DN) qui le favorise. Au niveau de l'accumulation des akinètes dans les sédiments, il ne semble pas y avoir de différence entre la zone littorale et la zone pélagique. Les variables qui influencent positivement la production d'akinètes chez *Ap. flos-aquae*, *An. flos-aquae*, *Ap. flexuosum* et *Ap. gracile* sont la diminution température et l'augmentation des NO_x dissous. Pour *An. spiroides*, ce sont l'augmentation de la température et des concentrations de DP, alors que pour *An. solitaria*, ce sont l'augmentation de la lumière combinée à l'augmentation de la concentration de DN la semaine précédente. La sédimentation des akinètes d'*Aphanizomenon* serait influencée par la diminution de l'irradiance *in situ*.

3.2 Introduction

Les sédiments d'un lac sont une banque de réserve contenant des algues qui ont survécu à l'hiver et des cellules de résistance (Reynolds *et al.*, 1981; Barbiero et Welch, 1992; Head, Jones et Bailey-Watts, 1999; Baker et Bellifermine, 2000). Ces dernières s'accumulent au fil des années et représentent un bassin de cellules pour la pérennité des espèces. Quelques taxons ont la capacité de produire des cellules de résistance différenciées physiologiquement et morphologiquement des cellules végétatives. Par exemple, c'est le cas des akinètes produits par les cyanobactéries de l'ordre des Nostocales (Reynolds, Oliver et Walsby, 1987). En général, le développement des akinètes sur les filaments des Nostocales se produit après une croissance exponentielle de la population (Sutherland, Herdman et Steward, 1985). Les processus internes menant à la différenciation cellulaire induisant la transformation d'une cellule végétative en un akinète sont liés à certaines variables chimiques et à une combinaison de plusieurs conditions physiques défavorables à la croissance (Rother et Fay, 1979; Paerl, 1988). Les akinètes sont des cellules très lourdes, sans vésicules de gaz ni de polyphosphates de réserve. Ils se caractérisent par de fortes concentrations de granules de cyanophycine, des corps polyhédrale et des granules de glycogène (Wildman, Loescher et Winger, 1975; Cmiech, Leedale et Reynolds, 1988; Adams et Duggan, 1999). Les akinètes peuvent survivre à la dessiccation, à l'absence de lumière et à de faibles températures (Sutherland, Herdman et Steward, 1985; Adams et Duggan, 1999; Tsujimura, 2004). Ces cellules spécialisées peuvent survivre en état de dormance plus de 120 ans dans les sédiments (Wood *et al.*, 2009).

Bien que nous sachions que les sédiments représentent un inoculum pour les populations pélagiques, le recrutement des akinètes n'est pas encore bien compris. Plusieurs études ont montré que le recrutement n'est pas identique entre la zone littorale et la zone pélagique. En général, le recrutement des cyanobactéries est plus

important dans la zone littorale, car la lumière et la température sont plus élevées (Head, Jones et Bailey-Watts, 1999; Karlsson-Elfgren et Brunberg, 2004) ainsi que la turbulence (Brunberg et Blomqvist, 2003). Pour quelques espèces de cyanobactéries, par exemple *Microcystis aeruginosa*, les deux zones présentent des patrons différents de distribution spatiale des cellules de résistance (Latour et Giraudet, 2004). La répartition de ces cellules serait contrôlée par la nature du substrat, la hauteur de la colonne d'eau et la morphométrie du bassin sédimentaire.

Les variables de contrôle proposées pour la formation des akinètes sont : la diminution de la température, la réduction de l'intensité lumineuse et une limitation de la concentration de phosphore réactif soluble (Rother et Fay, 1977 et 1979; van Dok et Hard, 1996; Li, Watanabe et Watanabe, 1997; Adams et Duggan, 1999). En effet, ces variables sont associées à des conditions présentes à la fin de la saison de croissance (fin de l'automne et hiver). La plupart des observations faites sur les effets des variables telles que la lumière (Rother et Fay, 1979), la température (Li, Watanabe et Watanabe, 1997) et les nutriments (Rother et Fay, 1979; van Dok et Hard, 1996; Li, Watanabe et Watanabe, 1997) ont été réalisées en culture en mesurant l'effet des variables une à la fois sur la stimulation de la formation des akinètes. Dans le milieu naturel, les variations des conditions environnementales sont plus complexes. Ces variables pourraient avoir des effets retardés, antagonistes ou synergiques. Également, les réponses des espèces aux variables environnementales pourraient être différentes dans la mesure où chaque espèce a un gradient de tolérance à leur variation.

L'objectif principal de cette étude est de comprendre l'importance du recrutement des akinètes des Nostocales dans le développement des efflorescences. Les objectifs secondaires sont 1) de déterminer quelles variables physiques et chimiques (turbulence, température, intensité de la lumière et nutriments) influencent le recrutement des akinètes de l'interface eau-sédiment, 2) de déterminer s'il y aura

une différence d'abondance d'akinètes entre la zone littorale et la zone pélagique et 3) d'identifier parmi les variables physico-chimiques mesurées dans la colonne d'eau, celles qui influencent la formation des akinètes sur les filaments matures.

3.3 Matériel et méthodes

3.3.1 Site de l'étude

Le site d'étude est le lac Bromont ($45^{\circ}16' N$, $72^{\circ}40' W$) situé dans la région de l'Estrie (Québec, Canada). C'est un lac mésotrophe (phosphore total de 5 à 10 $\mu g/L$, Wetzel, 2006) avec une surface de 0,45 km² et une profondeur maximale de 7,2 m. Quatre sites ont été sélectionnés pour l'installation des pièges de recrutement et de sédimentation et pour l'échantillonnage de la colonne d'eau (S1, S2, S3 et S4, Fig. 3.1). L'échantillonnage de l'eau et des pièges de recrutement et de sédimentation ont été effectué à toutes les semaines entre le 10 juin et le 20 octobre 2008.

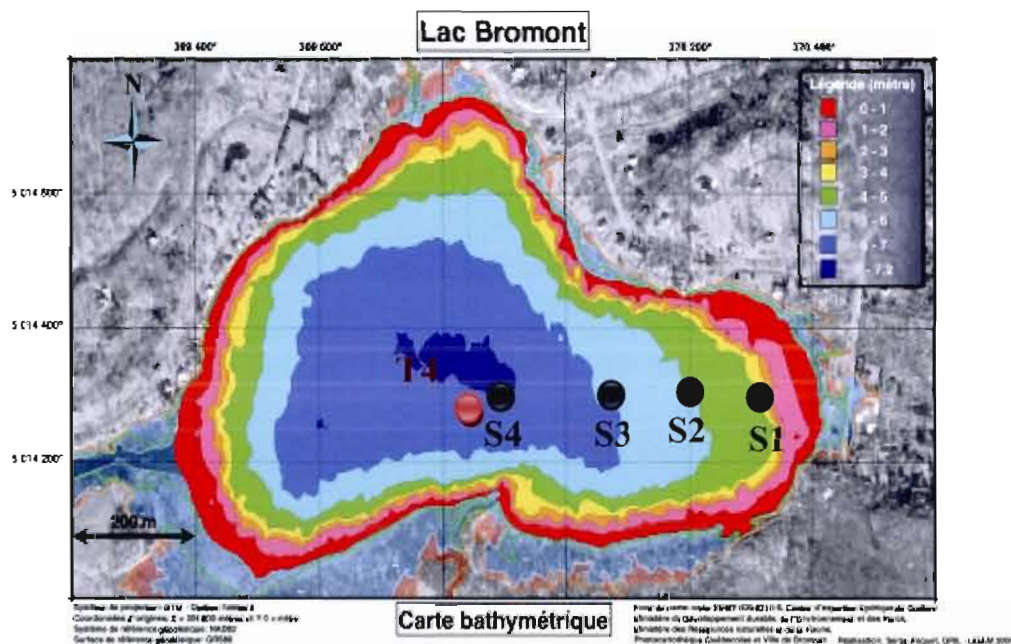


Figure 3.1 Carte bathymétrique du lac Bromont. Le point rouge représente la chaîne de thermisteurs et les points noirs, les quatre sites échantillonnés

3.3.2 Collecte des données

3.3.2.1 Données météorologiques

Les données horaires de radiations solaires totales incidentes ont été obtenues à partir de la station météorologique de Frelighsburg (Service climatique du Canada, Environnement Canada). Cette station est localisée à une distance de 25 km au sud-ouest du lac. La représentativité des données par rapport à la météo locale a été évaluée par Pannard *et al.* (soumis). Les données horaires des radiations solaires en J/m²s ont été transformées en $\mu\text{mol photon/m}^2\text{s}$ par la multiplication d'un coefficient 2,1 (1 J/m²s = 4,601 $\mu\text{mol photon/m}^2\text{s}$ multiplié par un facteur de 0,45 issu de Nixdorf, Mischke et Rucker, 2003). Cela permet de corriger les valeurs pour la fraction visible de la radiation totale incidente mesurées par le pyronomètre et pour les pertes dues à la réflexion par la surface de l'eau. Des moyennes journalières ont été calculées pour cette variable. Ces données nous permettent de déterminer la radiation incidente (PAR) tout au long de la période d'étude.

3.3.2.2 Données physiques

Lors des sorties hebdomadaires les profils de température et d'oxygène dissous ont été faits à l'aide d'une multisonde YSI 6920 (YSI Environmental, San Diego, CA), à tous les 0,5 m, de la surface jusqu'au fond. La radiation solaire à la surface de l'eau et sa transmission dans la colonne d'eau ont été mesurés à l'aide d'un quantimètre (Licor Li-1400, Lincoln, Nebraska, USA) avec une sonde air (2π) LI-190SA et d'une sonde eau sphérique (4π) LI-193SA.). Ces mesures permettent de calculer le pourcentage de diffusion de la lumière dans la colonne d'eau et de déterminer la quantité de lumière qui atteint les sédiments et qui est biologiquement disponible pour les akinètes et les cellules végétatives.

Le régime thermique du lac et la turbulence ont été évalués *in situ* à l'aide d'une chaîne composée de thermisteurs (Hobo water temp pros, Onset Computer Corporation, Bourne, USA, précision $\pm 1^\circ\text{C}$). Les thermisteurs sont fixées à tous les 0,5 m et la température est enregistrée à un intervalle de 15 minutes. Ces données permettent de calculer la fréquence de flottabilité ($N^2 \text{ s}^{-1}$) et le nombre de lac (L_N).

Le N^2 est lié au gradient de la densité de l'eau à une profondeur spécifique (z) et il est calculé avec la formule de Thorpe et Jiang (1998) :

$$N^2 = -(d\rho/dz)(g/\rho)$$

où ρ est la densité de l'eau calculée à partir de la température et g l'accélération gravitationnelle. Plus la valeur de N^2 est élevée plus le lac est stable, ainsi nous utilisons cette variable comme indice de stabilité ou de turbulence (lorsque la valeur tend vers zéro) en fonction de la profondeur.

L'effet du forçage par le vent sur l'ensemble du lac a été évalué par le nombre de lac (L_N) (Imberger et Patterson, 1990). Cette variable est calculée à partir du ratio entre la flottabilité associée à la stratification thermique et le mélange induit par le forçage par le vent. Nous avons utilisé la formule d'Imberger et Patterson (1990).

$$L_N = \frac{S_t(H-h_t)}{u_*^2 A_S^{3/2}(H-h_v)}$$

où S_t est la stabilité du lac (Imberger et Patterson, 1990), H est la profondeur maximale du lac, h_t est la hauteur de la masse d'eau comprise entre les sédiments et la thermocline, u_* est la vitesse de l'eau due aux vents (Imberger et Patterson, 1990), A_S est l'aire totale du lac et h_v est la hauteur de la colonne d'eau où sont localisées les chaînes de thermistance. Lorsque la valeur du L_N est inférieure à 1, cela indique que la colonne d'eau est entièrement mélangée. Une valeur près de 1 indique qu'il y a des remontées d'eau profonde vers la surface. Un L_N entre 1 et 12, signifie qu'il y a une

influence des ondes internes et lorsque la valeur est supérieure à 12, cela indique des eaux calmes et une stratification bien définie. Le L_N est aussi un indice de la turbulence, mais il donne une valeur pour l'ensemble de la colonne d'eau alors que le N^2 peut être mesuré à chaque profondeur en fonction de la distance entre chaque thermisteur disposé sur la chaîne.

3.3.2.3 Données de chimie

Des échantillons d'eau ont été récoltés avec une bouteille van Dorn (6L) à chaque semaine et à tous les sites : S1 à 1,5 m, S2 à 3,5 m, S3 à 4,5 m et S4 dans l'épilimnion (1,5 m), le métalimnion (profondeur variable selon la position de la thermocline) et l'hypolimnion (5,5 m). Un volume de 240ml a été filtré sur des filtres nucléopore de 0,45 μm , afin de mesurer le phosphore total dissous (DP), l'azote total dissous (DN) et les nitrites/nitrates (NO_x). En laboratoire, les échantillons pour le DP et le DN ont été digérés à l'autoclave avec une solution de persulfate. Les concentrations de DP ont été quantifiées par une méthode colorimétrique (Murphy et Riley, 1962). Les concentrations de DN et de NO_x ont été mesurées par la méthode colorimétrique de Morris et Riley (1963) modifié par Stainton, Capel et Armstrong (1974).

3.3.3 Collecte des données biologiques

Des sous-échantillons d'eau (50 ml) ont été préservés avec une solution de Lugol (Steedman, 1976) pour l'identification et le dénombrement des cyanobactéries. L'identification des espèces de cyanobactéries de l'ordre des Nostocales et leur abondance ont été évaluées à l'aide d'un microscope inversé (Leica DMIRB) selon la méthode d'Utermöhl (Lund, Kipling and Le Cren, 1958). Le dénombrement et l'identification des akinètes des Nostocales ont également été effectués de la même manière. Pour avoir la même unité comparative au recrutement et à la sédimentation,

l'abondance (cellule/ml ou akinète/ml) à été divisé par la hauteur de la colonne d'eau pour avoir une quantité par cm².

3.3.4 Recrutement et sédimentation

Pour évaluer le recrutement, nous avons utilisé des pièges de recrutement que nous avons installés en permanence le long d'un transect longitudinal (de la zone littorale vers la zone pélagique). Nous les avons échantillonnés une fois par semaine, de juin à octobre. Après l'échantillonnage, les pièges étaient vidés puis remplis avec de l'eau du lac filtré (GF/F) et réinstallés pour une autre semaine. Les pièges que nous avons fabriqués et utilisés sont une modification de ceux proposés par Verspagen *et al.* (2005). Chaque piège est fabriqué avec un tube de plastique noir (capacité de 0,7L). L'extrémité supérieure est fermée alors que l'extrémité inférieure est ouverte et située à une distance de 10 cm au-dessus des sédiments. L'ouverture couvre une surface de 20 cm² de sédiments. Dans le tube, un entonnoir empêche le contenu de sortir une fois qu'il est entré ou de s'écouler lors de la remontée des pièges. Leur efficacité a été évaluée au début de l'étude. Les pièges ont été suspendus au-dessus des sédiments (10 cm) de manière à ce que les variations du niveau du lac n'affectent pas leur position et également de manière à ce qu'il n'y ait pas de brassage des sédiments lors de l'installation et l'échantillonnage des pièges. Les sous-échantillons récoltés (50 ml) sont préservés avec d'une solution de Lugol acidifiée pour le dénombrement des cyanobactéries de l'ordre des Nostocales et des akinètes au microscope (même méthode mentionnée précédemment). Le taux de recrutement et de sédimentation est calculé de la manière suivante :

$$R \text{ ou } S_d = \frac{A \times V}{S \times dJ}$$

Où R est le taux de recrutement (cellule/cm²) et S_d est le taux de sédimentation (cellule/cm²). A est l'abondance dénombrée au microscope (cellule/L), V est le

volume collecté à l'intérieur de chaque tube de plastique noir (L), S est la surface de sédiment couvert par l'ouverture du tube noir en plastique (cm^2) et dJ est la différence de jour qu'il y a entre deux période d'échantillonnage (jour).

Pour quantifier les akinètes présents dans les sédiments, nous avons échantillonné les sédiments à l'aide d'un carottier à gravité. Les carottes de sédiments ont été prélevées en 2008 dans la zone profonde (S4) du lac en hiver (19 février 2008), au printemps (21 mai 2008), au milieu de l'été (30 juillet 2008) et à la fin de l'été (13 septembre 2008). Dans la zone littorale (S1) les carottes de sédiments ont été prélevées seulement pendant la période libre de glace (21 mai, 30 juillet et 13 septembre 2008). Le premier centimètre de sédiment a été prélevé et sous-échantillonnés, pesés et dilués, puis conservés avec une solution de Lugol pour des analyses et dénombrements ultérieurs. D'autres sous-échantillons ont été séchés puis brûlés à $500\text{ }^{\circ}\text{C}$ pendant 3 h pour déterminer la quantité de matière organique par gramme de sédiments secs.

3.3.5 Analyses statistiques

Une analyse de composantes principales (ACP) a été exécutée avec le logiciel JMP v.7 (SAS Institute inc. Cary, NC) afin de caractériser les sites en fonction des variables environnementales. Pour vérifier s'il y avait une différence entre l'abondance des akinètes et des cellules végétatives dans les sédiments du site littoral et du site pélagique, un test de t a été effectué avec le logiciel JMP v.7 (SAS Institute inc. Cary, NC). Pour déterminer si N^2 , la température, l'intensité de la lumière sous l'eau et les nutriments influencent le taux de recrutement des akinètes et des cellules végétatives des Nostocales, nous avons fait une analyse de redondance (RDA) avec le logiciel CANOCO v.4.5 (ter Braak, 1990). Nous avons pris en considération l'effet spatio-temporel de l'échantillonnage dans une matrice de covariance. Une autre RDA a été faite pour déterminer quelles variables (température, intensité de la lumière sous

l'eau, L_N et nutriments) pouvaient influencer la formation d'akinètes sur les filaments matures en milieu naturel. Pour respecter la normalité et l'homoscédasticité, les données de nutriments et de radiations PAR sous l'eau ont été transformées en logarithme. Pour vérifier l'influence des nutriments, nous avons aussi pris en considération, dans l'analyse, la concentration des nutriments une semaine avant l'observation. Pour toutes les analyses RDA, un test de signification a été effectué (999 permutations de Monte-Carlo). Pour le taux de sédimentation des akinètes, des régressions multiples ont été effectuées entre les variables environnementales (température, lumière, nutriments et N^2) et l'abondance des akinètes sédimentés suite à une sélection « stepwise » mixte faite avec le logiciel JMP v.7 (SAS Institute inc. Cary, NC). Pour tous les tests statistiques, le seuil de signification est de $\alpha=0,05$.

3.4 Résultats

3.4.1 Description des sites d'échantillonnage

L'ACP, décomposée en deux graphiques pour une meilleure lisibilité (Figs. 3.2 a et b), montre qu'il y a un étalement des sites, dans le même ordre que le transect, soit du site S1 au site S4. Les sites se chevauchent un peu et le cercle noir cerne les dates d'échantillonnage qui se sont déroulées après le mélange des eaux en automne (Fig. 3.2 a). L'étalement dans la distribution des sites du littoral (S1) vers la zone pélagique (S4) selon l'axe de la première composante (qui explique 39,2 % de la variance) est influencé par la structure verticale du lac. La variable N^2 qui caractérise la turbulence indique que les milieux plus soumis à la turbulence sont les sites S3 et S4 pour les dates en fin d'été (Fig. 3.2 b). De plus, la région cerclée de noire est aussi à l'opposé du vecteur N^2 et donc soumise à l'influence d'un état d'homogénéité entre les masses d'eau. Si l'on se dirige vers la zone littorale (S1), les températures sont plus élevées, il y a une plus grande quantité de lumière au niveau des sédiments et la concentration en oxygène dissous est plus élevée. L'axe de la deuxième composante

(explique 20,3 % de la variance) est associé à l'évolution saisonnière. Les points situés dans la partie positive sont associés aux échantillonnages faits au début de l'été et donc à ce moment, la masse d'eau au-dessus des sédiments de chaque site était plus chargée en nutriment. Ces résultats permettent de présenter de manière succincte l'évolution des variables environnementales qui ont pu influencer le recrutement et éventuellement la germination des akinètes au niveau de l'interface eau-sédiment.

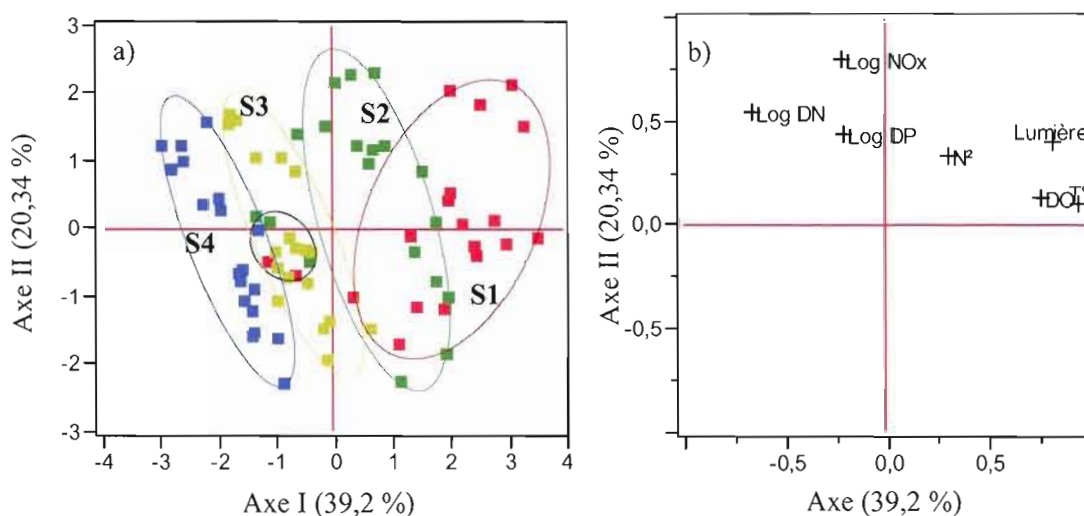


Figure 3.2 Résultats de l'ACP des variables environnementales mesurées au-dessus des sédiments à chaque site. a) L'axe I est la première composante principale et l'axe II est la seconde composante principale. Chaque point correspond à une date d'échantillonnage selon les sites, S1 rouge, S2 vert, S3, jaune et S4 bleu, b) distribution des variables environnementales mesurées où DO est la concentration en oxygène dissous, T° est la température, N² est la fréquence de flottabilité, DN est la concentration d'azote dissous, DP est la concentration de phosphore dissous et NOx est la concentration en azote oxydé dissous

3.4.2 Recrutement

Bien que l'espèce dominante au lac Bromont soit *Planktothrix agardhii*, il y a une très grande diversité dans les espèces de cyanobactéries de l'ordre des Nostocales. Les akinètes recrutés pendant l'été 2008 provenaient des espèces suivantes : *Anabanea spiroides* (KLEBAHN), *Anabaena flos-aquae* (G.S. WEST), *Anabaena solitaria* (KLEBAHN), *Aphanizomenon gracile* (LEMMERM.), *Aphanizomenon flexuosum* (KOM. et KOVÁČIK) et *Aphanizomenon flos-aquae* (RALFS ex BORN. et FLAH.). Lorsque nous traitons des akinètes dans les sédiments et des akinètes recrutés, nous regroupons les akinètes par genre (*Anabaena* et *Aphanizomenon*), puisqu'un akinète qui n'est pas encore mature peut avoir la même forme et la même longueur qu'un autre provenant d'une autre espèce. Donc le regroupement par genre permet de diminuer les biais.

La figure 3.3 a et b montre que pour *Anabaena*, il y a plus d'akinètes dans la zone profonde (pélagique) autour du 30 juillet 2008, alors que pour *Aphanizomenon* c'est vers le 21 mai 2008 dans le littoral. Les cellules végétatives présentes au niveau des sédiments sont plus nombreuses pour les deux genres et les deux sites (Fig 3.4 a et b) vers le 21 mai 2008. Cependant, les différences n'étaient pas significatives entre les sédiments de la zone littorale et les sédiments de la zone pélagique (test de t, $p > 0,05$) concernant la présence d'akinètes et de cellules végétatives d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon*.

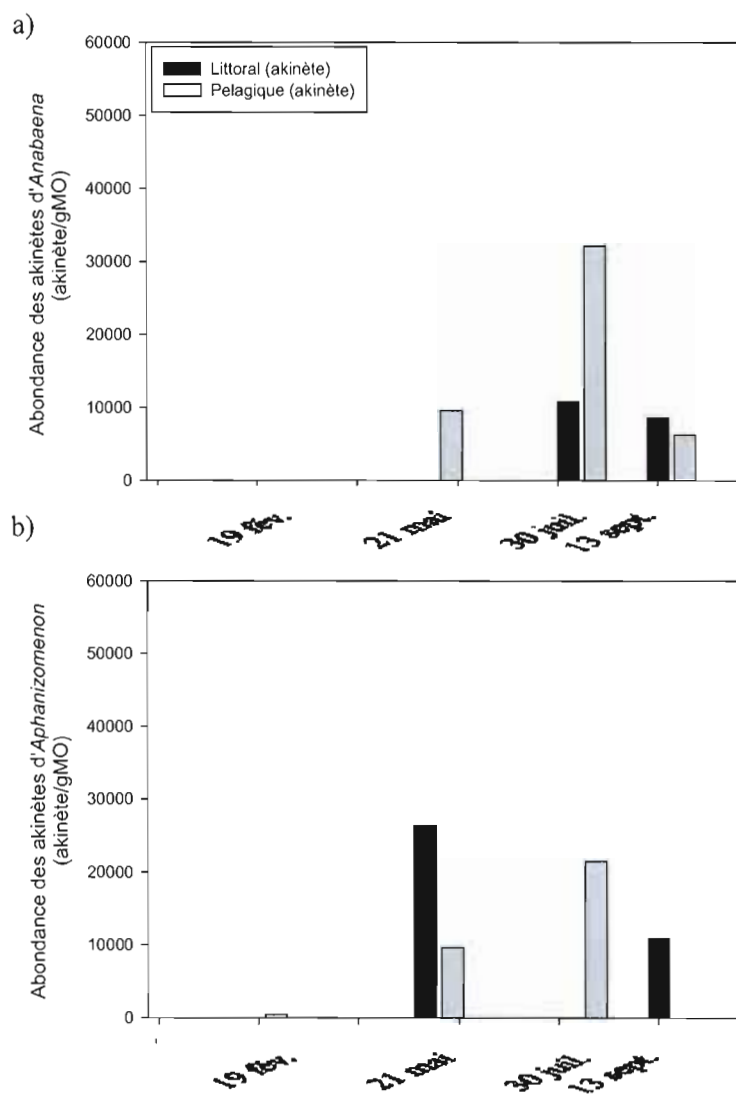


Figure 3.3 Résultats de l'abondance des akinetes a) d'*Anabaena* et b) d'*Aphanizomenon* dans le premier centimètre de sédiment récolté au site littoral (S1 bande noire) et au site pélagique (S4 bande grise) ($p > 0,05$)

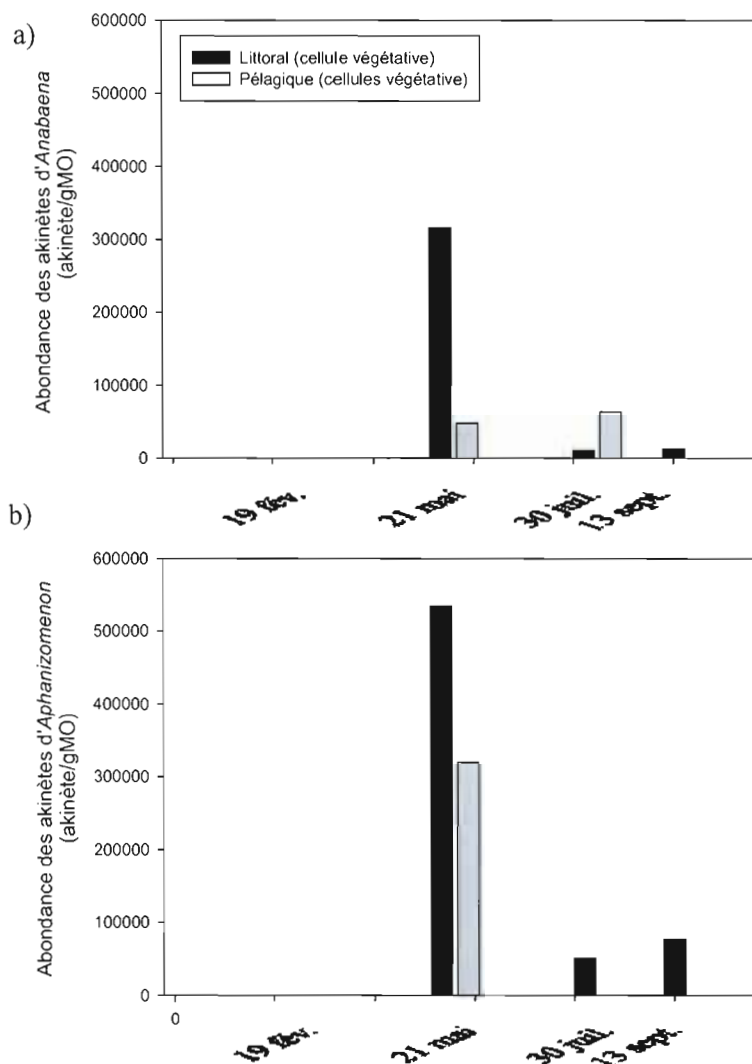


Figure 3.4 Résultats de l'abondance des cellules végétatives a) d'*Anabaena* et b) d'*Aphanizomenon* dans le premier centimètre de sédiment récolté au site littoral (S1 bande noire) et au site pélagique (S4 bande grise) ($p > 0,05$)

Le recrutement massif des akinètes d'*Anabaena* coïncide en général avec le recrutement massif des cellules végétatives principalement pour les sites S1 et S2 (Fig. 3.5). On observe qu'il y a nettement plus de cellules végétatives que d'akinètes

recrutés. La RDA illustre bien que le recrutement de ces deux types de cellules est influencé principalement par la lumière (Fig. 3.6).

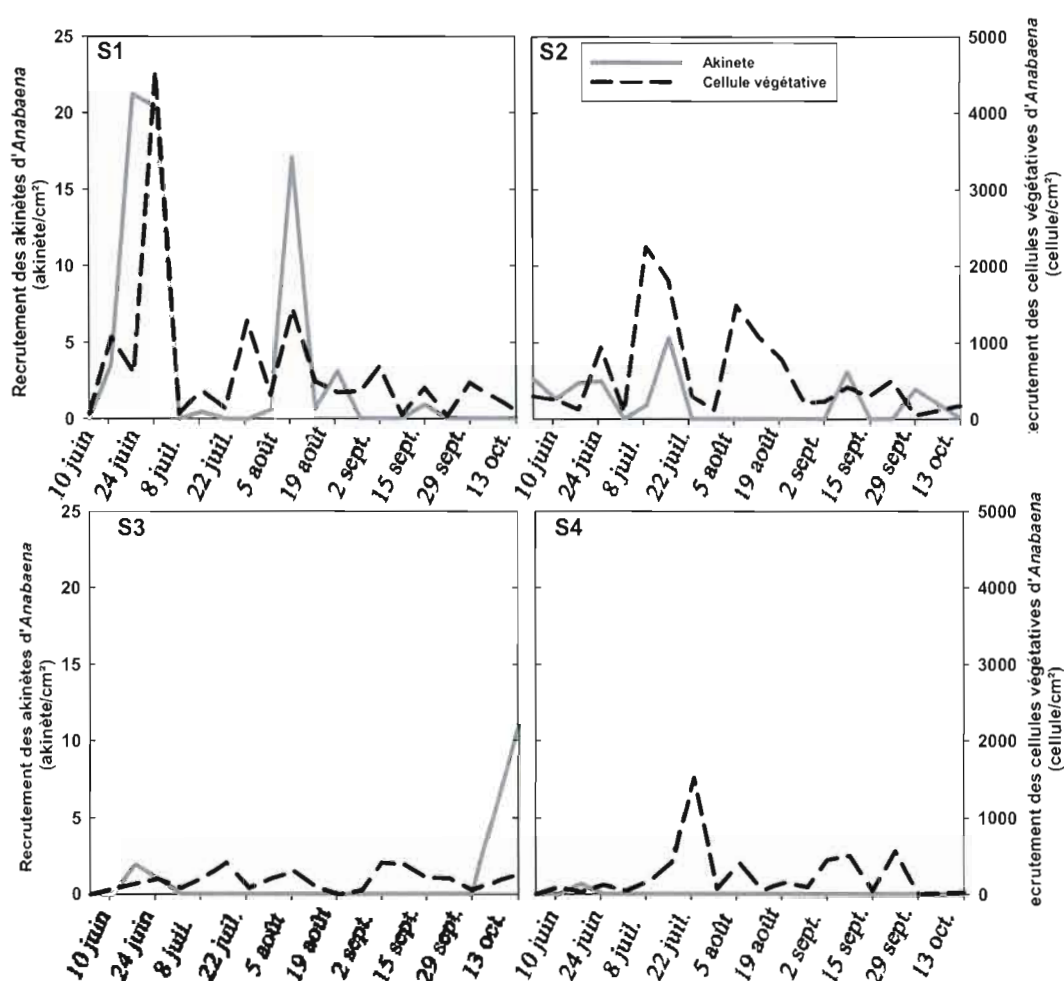


Figure 3.5 Résultats du recrutement des akinètes (ligne grise) et des cellules végétatives (ligne pointillée noire) d'*Anabaena* aux quatre sites échantillonnés (S1, S2, S3 et S4)

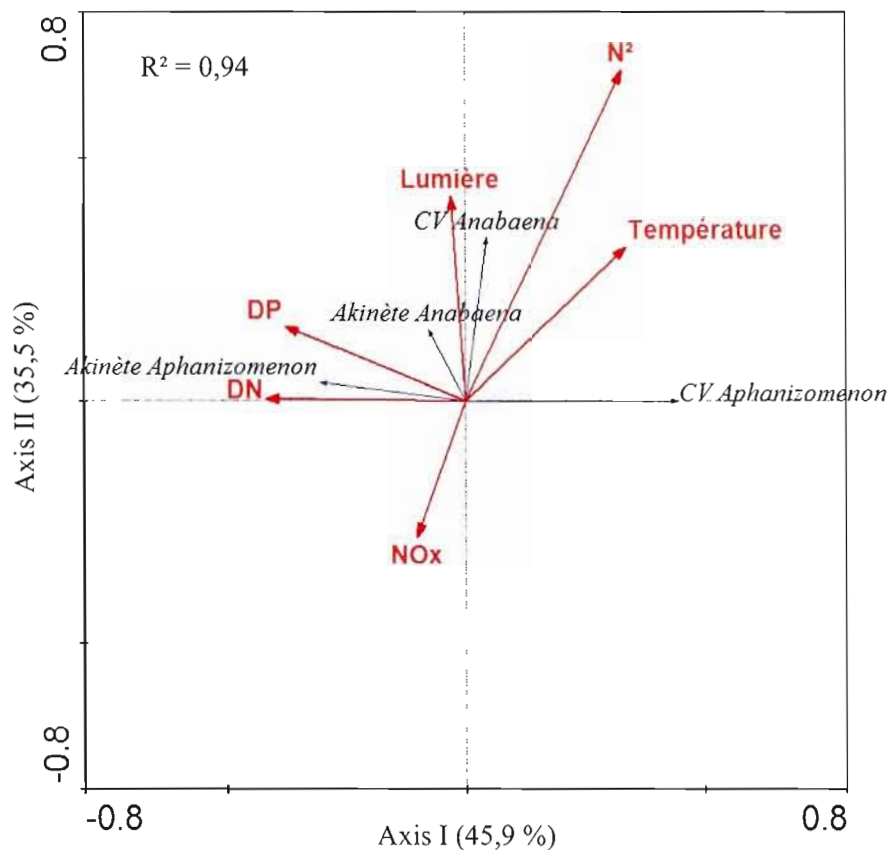


Figure 3.6 RDA présentant les variables environnementales (flèches rouges) qui influencent le recrutement des akinètes et des cellules végétatives (CV) d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon* (flèches bleues) à tous les sites entre le 10 juin et le 20 octobre 2008

Chez les genres *Aphanizomenon* (Fig. 3.7), il y a moins de recrutement d'akinètes que chez *Anabaena* (Fig. 3.5). Les périodes où il y a eu un fort recrutement de cellules végétatives ne semblent pas liées à un plus fort taux de recrutement des akinètes. Ce fait est illustré par l'opposition du recrutement des cellules végétatives au recrutement des akinètes en fonction des concentrations de DN et de DP (Fig. 3.6). L'augmentation du DN et du DP favorise le recrutement des akinètes d'*Aphanizomenon* alors que pour le recrutement des cellules végétatives, c'est plutôt la température qui a un effet positif sur leur recrutement (Fig. 3.6).

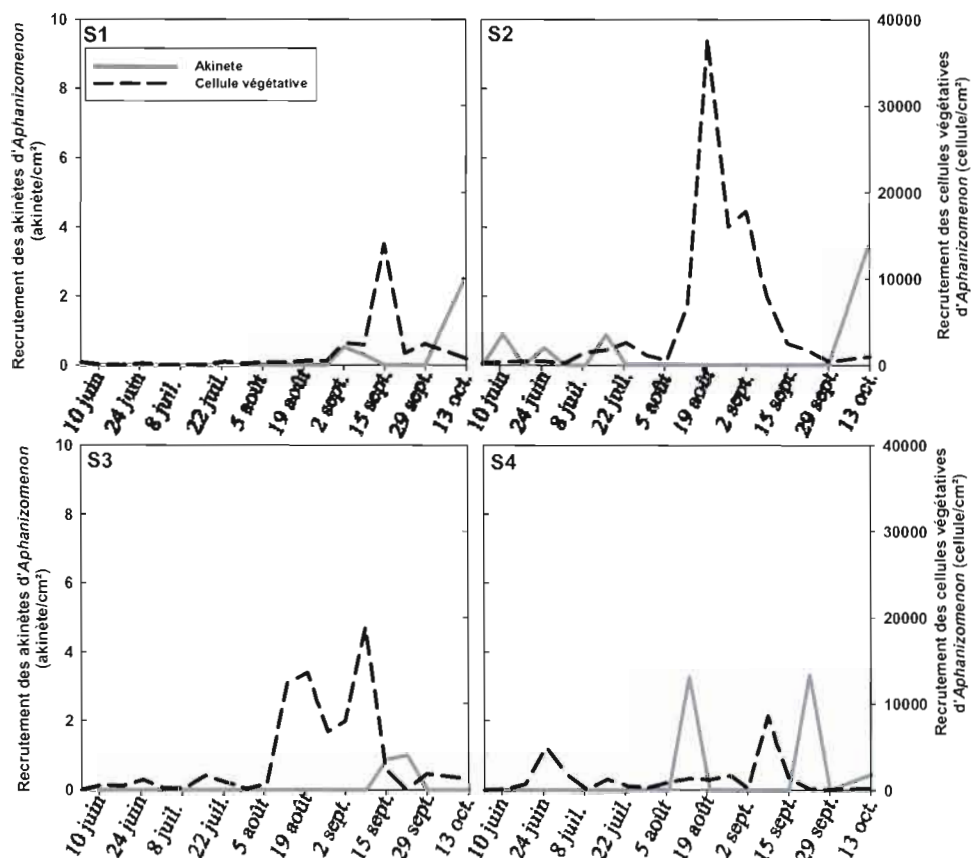


Figure 3.7 Résultats du recrutement des akinètes (ligne grise) et des cellules végétatives (ligne pointillée noire) d'*Aphanizomenon* aux quatre sites échantillonnés (S1, S2, S3 et S4)

3.4.3 Formation des akinètes

L'augmentation de l'abondance des akinètes sur les filaments matures d'*An. spiroides* et d'*An. solitaria* coïnciderait avec le maximum d'abondance des cellules végétatives dans l'eau (Fig. 3.8). L'augmentation de l'abondance d'akinètes d'*An. spiroides* dans la colonne d'eau est influencée de manière positive par la température, le DP et le L_N (Fig. 3.9). Chez *An. solitaria*, l'augmentation des concentrations en DN et NO_x une semaine précédant l'échantillonnage, l'augmentation de la lumière, le

mélange de la colonne d'eau (L_N) et la diminution de la concentration en DP entraînent l'augmentation de l'abondance des akinètes sur les filaments dans la colonne d'eau. Alors qu'elle est influencée négativement par le DP et le L_N (Fig. 3.9). Pour *An. flos-aquae* et les trois espèces d'*Aphanizomenon*, *Ap. gracile*, *Ap. flexuosum* et *Ap. flos-aquae*, on voit nettement qu'il y a une augmentation de l'abondance des akinètes sur les filaments matures à la fin de la période d'échantillonnage (fin septembre et octobre) sans qu'il y ait nécessairement une forte abondance de cellules végétatives dans la colonne d'eau (Figs. 3.8 et 3.10). Dans la figure présentant la RDA associée, on peut observer que ces quatre espèces se situent dans la même région par rapport aux variables environnementales (Fig. 3.9). Les abondances des akinètes de ces espèces seront influencées par l'augmentation de la concentration de NO_x et la diminution de la température (Fig. 3.9).

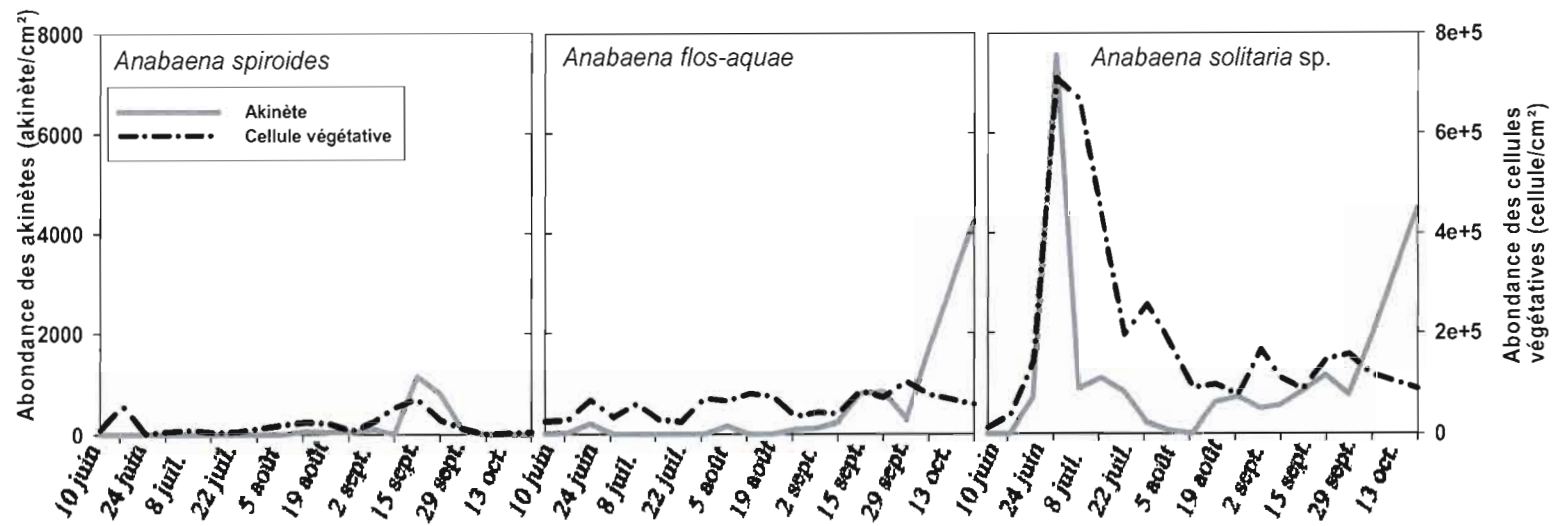


Figure 3.8 Résultats de l'abondance des akinètes sur les filaments matures (ligne grise) et l'abondance des cellules végétatives (ligne point tiret noire) dans la colonne d'eau pour *An. spiroides*, *An. flos-aquae* et *An. solitaria*

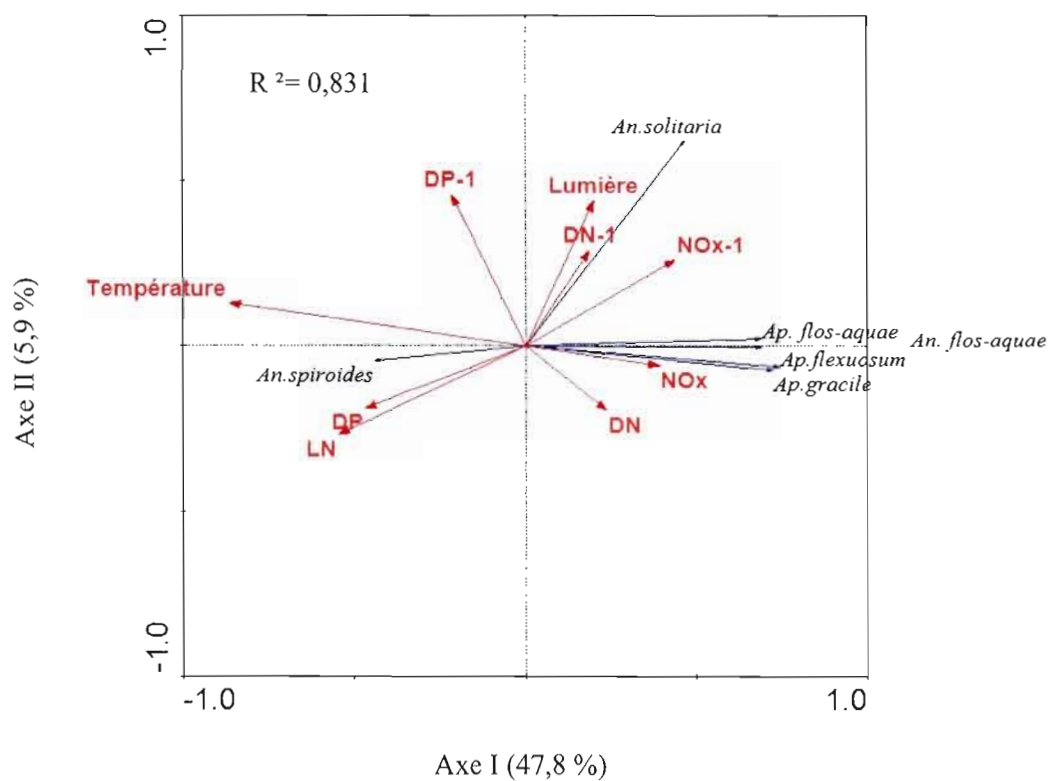


Figure 3.9 RDA présentant les variables environnementales (flèches rouges) qui influencent l'abondance des akinètes sur les filaments matures des espèces d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon* (flèches bleues) dans la colonne d'eau au site pélagique entre le 10 juin et le 20 octobre 2008

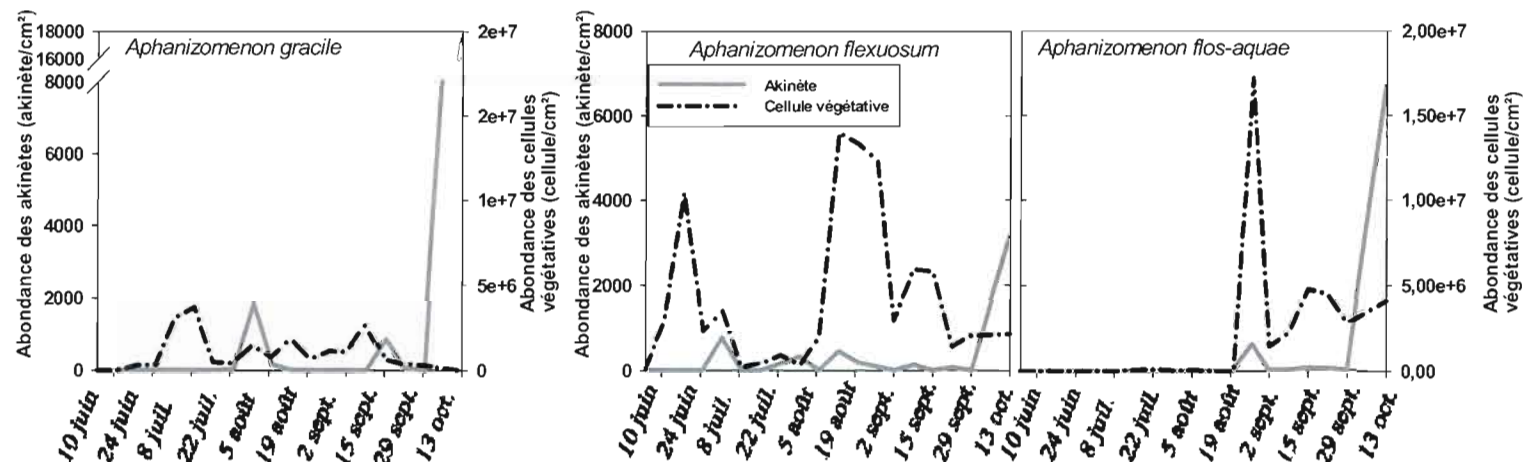


Figure 3.10 Résultats de l'abondance des akinètes sur les filaments matures (ligne grise) et l'abondance des cellules végétatives (ligne point tiret noire) dans la colonne d'eau pour *Ap. gracile*, *Ap. flexuosum* et *Ap. flos-aquae*

3.4.4 Sédimentation

La sédimentation des akinètes d'*Anabaena* est très importante à tous les sites de la mi-juin à la mi-juillet (Fig. 3.11 a). Elle est plus faible, mais constante pour le reste de l'été. La régression multiple ($R^2_{adj} = 0,084$, $p > 0,05$, Tab. 3.1) ne montre pas de relation significative entre l'abondance des akinètes d'*Anabaena* sédimentée et les variables environnementales. Comparativement à *Anabaena*, la quantité d'akinètes d'*Aphanizomenon* sédimentée est inférieure et se produit plus tard en août. De plus, la zone littorale (S1) reçoit peu d'akinètes par rapport aux régions S2, S3 et S4 échantillonnées (Fig. 3.11 b). La variable qui explique de manière significative la sédimentation des akinètes d'*Aphanizomenon* est la lumière incidente transmise ($y = -0.55 \text{Log lumière}$, $R^2_{adj} = 0,1847$, $p < 0,05$, Tab. 3.2). Une diminution de la lumière va entraîner une augmentation de la sédimentation des akinètes d'*Aphanizomenon*.

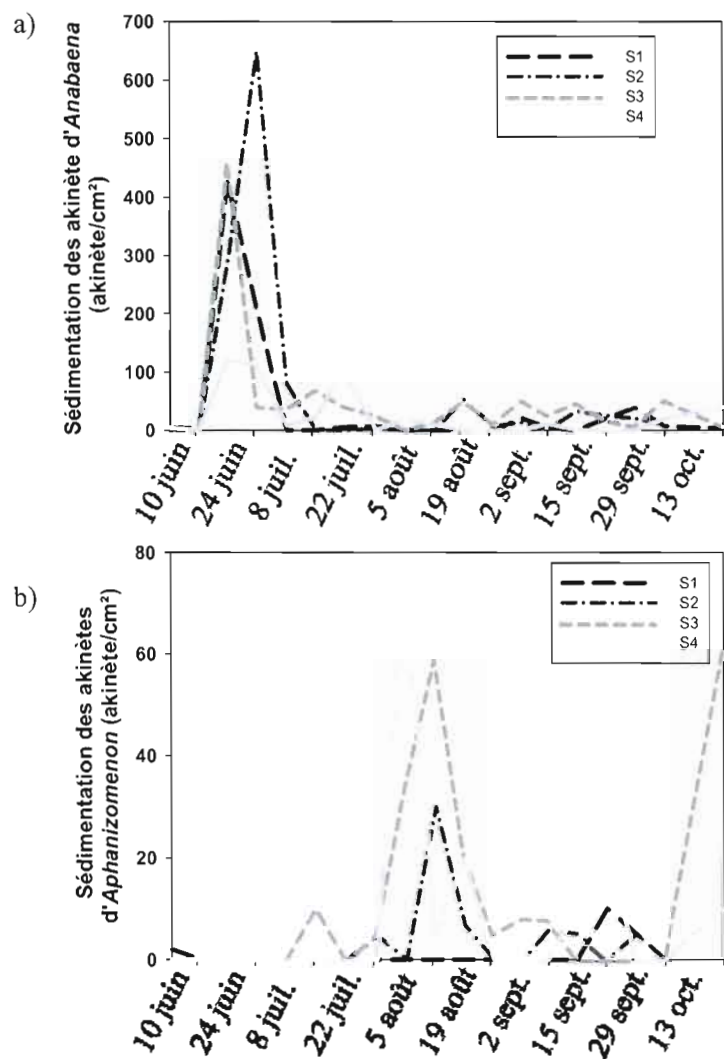


Figure 3.11 Résultats de l'abondance des akinetes a) d'*Anabaena* et b) d'*Aphanizomenon* qui sédimente dans chaque site (S1 ligne pointillée noire, S2 ligne point tiret grise, S3 ligne pointillée grise et S4 ligne pleine grise)

Tableau 3.1 Coefficients estimés et signification des variables environnementales à partir d'un modèle de régressions multiples et d'une sélection « stepwise » pour l'abondance des akinètes d'*Anabaena* sédimentés

Terme	Coefficient estimé	Prob> t
Intercepte	1,3837283	0,0701
N^2	95,363632	0,1690
Log NO _x	0,4279693	0,0610

Tableau 3.2 Coefficients estimés et signification des variables environnementales à partir d'un modèle de régressions multiples et d'une sélection « stepwise » pour l'abondance des akinètes d'*Aphanizomenon* sédimentés

Terme	Coefficient estimé	Prob> t
Intercepte	1,5382823	0,0553
Log lumière	-0,551811	0,0235
Log NO _x	0,3481958	0,1630

3.5 Discussion

3.5.1 Recrutement

Dans notre étude le recrutement de cellules végétatives a été également observé en plus du recrutement des akinètes d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon*. La présence de cellules végétatives dans le premier centimètre de sédiment et dans les pièges de recrutement suggère qu'il y a germination des akinètes au niveau des sédiments avant le recrutement. Ces faits ont aussi été observés par Cmiec, Reynolds et Leedale (1984), Barbiero et Kann (1994) et Karlsson (2003).

Dans le cas d'*Anabaena*, le recrutement et la germination semblent influencés par la même variable soit la lumière incidente transmise dans l'eau jusqu'aux sédiments. En effet, la lumière au niveau des sédiments est un facteur qui semble très important pour déclencher la germination (Braun, 1979; Kezhi, Guoliang et Cheng,

1985; Rai, Rao et Singh, 1988; Baker et Bellifemine, 2000; Kim *et al.*, 2005). Par exemple, une courte période d'exposition à la lumière ou une petite variation de l'intensité lumineuse sont suffisantes pour induire des processus physiologiques caractérisant la germination des akinètes en culture (Rai, Rao et Singh, 1988).

Karlsson-Elfgren et Brunberg (2004) affirment que la migration active des akinètes à partir des sédiments débute après la germination quand la formation des vacuoles des gaz est complétée. Cependant, nous n'avons pas pu mesurer la présence de vacuoles de gaz chez les akinètes recrutés. D'autres événements, par exemple la turbulence au niveau de l'interface eau-sédiment benthique, peuvent également resuspendre les akinètes dans la colonne d'eau et induire leur germination (Karlsson-Elfgren et Brunberg, 2004). Reynolds (1971 et 1972) et Karlsson-Elfgren et Brunberg (2004) suggèrent que la circulation des akinètes dans la colonne d'eau les exposerait aux ressources essentielles à leur germination. Cependant, selon les résultats, il y a une relation positive entre le recrutement des cellules végétatives d'*Anabaena* et la stabilité des masses d'eau.

Les variables contrôlant le recrutement des akinètes et les cellules végétatives d'*Aphanizomenon*, ne sont pas les mêmes que pour *Anabaena*. Cela peut être causé par le fait que les deux genres ont des besoins différents pour les ressources auxquelles ils sont exposés. Lors de l'augmentation des concentrations de DP et de DN, il n'y a que le recrutement des akinètes d'*Aphanizomenon* qui est favorisé. Alors que ces deux variables ont une relation négative avec le recrutement des cellules végétatives. Stahl-Delbanco, Hansson et Gyllstrom (2003) concluent dans leur étude que le recrutement de *Microcystis aeruginosa* et de ses cellules de résistance est favorisé par de fortes concentrations de nutriments. Ce fait vient appuyer nos résultats sur le lien entre les nutriments et le recrutement des akinètes. De plus, il semble que les réserves contenues dans les akinètes ne sont pas suffisantes pour supporter tout le

déroulement de la germination (Chauvat *et al.*, 1982) alors ils doivent acquérir les ressources essentielles dans la colonne d'eau. L'abondance des nutriments dans les sédiments pourrait également avoir un effet sur la germination, car leur disponibilité est très importante pour ce processus (Gladyshev *et al.*, 2001), cependant, nous ne les avons pas mesurés à cet endroit.

La quantité de cellules végétatives recrutée au niveau de l'interface eau-sédiment est similaire dans les deux habitats considérés, les zones littorale (S1) et pélagique (S4) autant pour *Anabaena* que pour *Aphanizomenon* pour la fin de l'été. Cependant, le recrutement des akinètes d'*Anabaena* est plus important dans la zone littorale que dans la zone profonde. Dans le cas d'*Aphanizomenon*, la quantité d'akinètes recrutée est semblable dans les deux régions, mais cela n'a pas lieu au même moment. Plusieurs études ont montré que le recrutement n'est pas identique entre la zone littorale et la zone pélagique. Le recrutement des cyanobactéries dans la zone littorale serait plus important et serait causé par l'action de la turbulence produite par le vent (Brunberg et Blomqvist, 2003) combinée à l'effet positif de la lumière et de la température sur la germination (Head, Jones et Bailey-Watts, 1999; Karlsson-Elfgren et Brunberg, 2004). Dans notre étude, ces variables expliquent le recrutement des akinètes et des cellules végétatives, mais elles ne semblent pas contrôler le recrutement d'*Aphanizomenon*. La germination des akinètes est encore peu étudiée en milieu naturel et les études sont controversées. Des auteurs affirment qu'elle serait effectuée sur les sédiments à l'automne et que les nouveaux filaments hiverneraient ainsi (Cmiech, Reynolds et Leedale, 1984). D'autres disent que la germination a lieu au printemps (Rother et Fay, 1979) ou cinq mois avant que la biomasse algale devienne importante dans la colonne d'eau (Kim *et al.*, 2005). Il est intéressant de vérifier la quantité d'akinètes et de cellules végétatives dans les sédiments et à l'interface eau-sédiment tout au long de l'été, pour déterminer la différence entre la quantité d'akinètes germés au niveau des sédiments et des akinètes qui germent dans la colonne d'eau.

3.5.2 Abondance des akinètes dans les sédiments

Nous ne connaissons pas l'âge des sédiments de surface collectés à l'aide du carottier. Cependant, le taux de sédimentation de ce lac est connu (Fortin, 2002). Selon cet auteur, le taux de sédimentation du lac Bromont est de 0,07 cm/an au centre du lac. Donc, l'échantillon récolté (1 cm) contiendrait des akinètes accumulés pendant 14 années. D'après les études de Karlsson-Elfgren et Brunberg (2004), les akinètes sont plus abondants dans la zone littorale. Nous ne pouvons pas confirmer ce fait dans notre étude puisque les différences ne sont pas significatives pour ce qui est de la présence de cellules végétatives et l'accumulation d'akinètes dans les sédiments entre la zone littorale et la zone pélagique.

La diminution des akinètes dans les sédiments au cours de la période libre de glace pourrait être liée à la germination. En effet, les résultats de Kim *et al.* (2005) montrent qu'il y a une diminution des akinètes à la surface des sédiments quand la population planctonique d'*An. flos-aquae* augmente dans la colonne d'eau. La même tendance est observée par les cellules végétatives d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon* dans le premier centimètre de sédiment, leur diminution est liée à une augmentation de leur recrutement et qui résulterait en une présence accrue dans la colonne d'eau.

L'augmentation de l'abondance des akinètes d'*Aphanizomenon* dans les sédiments vers la fin de l'été (13 septembre 2008) proviendrait sans doute de la sédimentation des akinètes produits durant la saison de croissance. Kovacs, Koncz et Voros (2003) ont démontré qu'une augmentation de la présence des akinètes sur les filaments de Nostocales dans la colonne d'eau s'accompagne d'un accroissement de l'abondance des akinètes dans les sédiments. Donc, nos données semblent confirmer que les sédiments d'un lac représentent une banque de réserve d'akinètes (Barbiero et Welch, 1992; Head, Jones et Bailey-Watts, 1999, Baker et Bellifermine, 2000).

Le rôle des cellules de résistance dans le maintien interannuel des populations est controversé (Wood *et al.*, 2009). Il y a différentes opinions sur l'importance de leur contribution à croissance printanière (Reynolds, 1971; Jones, 1979; Rother et Fay, 1979; Livingstone et Jaworski, 1980; Baker et Bellifermine 2000; Karlsson-Elfgren et Brunberg, 2004; Tan *et al.*, 2008). Rother et Fay (1979) voient la fonction des akinètes en terme de survie aux conditions de stress plutôt qu'un état de survie à l'hiver. Alors que d'autres études affirment que les akinètes sont la source première de l'inoculation des populations planctoniques à la suite de leur germination (Barbiero et Kann 1994; Karlsson-Elfgren et Brunberg, 2004). Selon Trimbee et Harris (1984), le recrutement des formes de résistance au niveau des sédiments contribuait de 2 à 4 % au gain de la population. D'autres proposent que la régénération de la population planctonique d'*Anabaena* et d'*Aphanizomenon* puisse être induite par les cellules végétatives (Reynolds, 1971; Jones 1979; Rother et Fay, 1979).

3.5.3 Formation des akinètes

Les variables qui ont une influence sur la production d'akinètes varient en fonction de l'espèce. Chez les espèces *Ap. flos-aquae*, *An. flos-aquae*, *Ap. flexuosum* et *Ap. gracile* la diminution de la température, l'augmentation des NO_x dissous et de DN semblent être les variables qui influencent positivement la formation d'akinètes sur les filaments matures. Pour *An. spiroides*, c'est l'augmentation de la température et l'augmentation des concentrations de DP et non d'azote comme pour les espèces précédentes. Dans la littérature, les variables répertoriées ayant un effet sur la production d'akinètes sont l'effet d'une diminution de la température, d'une diminution de l'intensité lumineuse et le phosphore dissous (Rother et Fay, 1977; van Dok et Hard, 1996; Li, Watanabe et Watanabe, 1997; Adams et Duggan, 1999). Selon les études de Adams et Duggan (1999) et de Dok et Hard (1996), l'effet du phosphore peut favoriser ou non la formation des akinètes. Cependant, la plupart de ces

observations sont faites en culture où l'un de ces facteurs varie sans que les autres soient modifiés.

Alors que pour *An. solitaria*, l'augmentation de la lumière combinée à l'augmentation de la concentration en DN la semaine précédente favorisent la formation d'akinètes. Dans un système naturel, observer l'effet des changements de conditions environnementales sur la formation des akinètes est plus complexe qu'en culture. En effet, la formation des akinètes peut être liée à la variation de facteurs entraînant une réponse lente ne pouvant être décelée qu'une semaine après le stimulus. Par exemple, pour *An. flos-aquae*, une diminution de la température de 20 °C à 15 °C en culture déclenchera la formation d'akinètes en 17 jours (Li, Watanabe et Watanabe, 1997). Mais en plus, les espèces entre elles présentent des variations dans le temps de réponse. Par exemple, pour une diminution de la température de 20 °C à 15 °C, la formation d'akinètes se déclenchera en seulement 7 jours chez *An. spiroides* (Li, Watanabe et Watanabe, 1997).

En général, les akinètes se développeraient après une croissance exponentielle de la population pélagique (Sutherland, Herdman et Steward, 1985). Ce fait est observé à quelques moments dans notre étude durant l'été où il y a coïncidence entre une abondance accrue de cellules végétatives suivies d'une décroissance de la population dans la colonne d'eau et une augmentation de la présence d'akinètes. Les processus internes menant à la différenciation cellulaire seraient liés à des combinaisons de conditions défavorables à la croissance (Paerl, 1988; Rother et Fay, 1979). Comme nous l'avons aussi observé dans nos résultats, l'apparition des akinètes augmente surtout à la fin de l'été et au début de l'automne, quand la température de l'eau se met à baisser après l'été et que l'intensité lumineuse diminue. Cependant, l'augmentation de la lumière induit l'augmentation de la production d'akinètes chez *An. solitaria*. Cela peut être dû au fait que ses akinètes sont produits au début de l'été la lumière incidente augmente encore. Pour *An. spiroides*,

l'augmentation des akinètes semble être liée à l'augmentation de la température de l'hypolimnion lorsque le lac se mélange à l'automne. En effet, *An. spiroides* est principalement retrouvé dans l'hypolimnion (données non montrées).

La densité intracellulaire des akinètes, due à l'accumulation des granules de cyanophycine, des corps polyédrales et des grains de glycogène, ainsi que l'absence de vacuoles gazeuses les mènent à sédimenter (Wildman, Loescher et Winger, 1975, Cmiech, Leedale et Reynolds, 1988; Adams et Duggan, 1999). La comparaison entre les données de la sédimentation et les données de l'abondance pélagique des akinètes montre que ce n'est pas tous les akinètes formés qui sédimenter, puisqu'il y a plus d'akinètes produits par rapport à la quantité qui sédimente. Dans notre étude, la seule variable qui influence significativement la sédimentation d'akinètes est la diminution de l'intensité lumineuse chez *Aphanizomenon*. Cela peut être dû au fait que les cellules d'*Aphanizomenon* réduisent leur activité photosynthétique qui diminuant par le fait même la production de vacuoles gazeuses. Les filaments portant des akinètes sédimenter plus rapidement puisqu'ils sont plus denses.

Nous avons déterminé la quantité d'akinètes dans la colonne d'eau et dans les pièges de sédimentation. Les résultats montrent que les akinètes formés ne sédimenter pas directement après qu'ils soient formés. En effet, ils peuvent rester dans la colonne d'eau s'ils sont toujours liés aux filaments. Cette différence entre la production et la sédimentation pourrait être expliquée par d'autres variables non vérifiées, par exemple le broutage. Nous n'avons pas fait le suivi des populations de zooplancton. Haney (1987) spécifie que les daphnies mangent de courts filaments d'*Aphanizomenon* et d'*Anabaena* et que des akinètes peuvent être trouvés dans leur estomac. Également, nous ne pouvons pas exclure que la localisation de nos pièges dans la région littorale a sous-estimé l'abondance des akinètes sédimentés, notre premier piège dans la région littorale était situé à 3 mètres. Il se peut que la sédimentation soit plus importante dans la région 0-1 mètre où le vent pousse toutes

les cellules en flottabilité positive (akinètes encore liés aux filaments ayant des vacuoles). Également, il y a un autre fait apporté par Kravchuk, Ivanova et Gladyshev (2002) concernant la formation de deux types d'akinètes ayant une morphologie différente chez *An. flos-aquae*. L'un servirait à maintenir la population pélagique alors que l'autre, à la formation de cellules de résistance pérenne. Dans ce cas, il y aurait une différence entre l'abondance des akinètes dénombrée dans la colonne d'eau et celle sédimentée. Ce phénomène n'a pas été observé dans notre étude, mais nous ne pouvons pas exclure cette possibilité pour l'espèce d'*An. flos-aquae* dont l'abondance augmente vers la fin de l'été dans la colonne d'eau.

3.6 Conclusion

La connaissance du phénomène de recrutement des cyanobactéries de l'ordre des Oscillatoriales, des Chroococcale et des Nostocales potentiellement toxiques ainsi que des akinètes vers la colonne d'eau à partir de l'interface eau-sédiment est très importante pour une gestion éventuelle des efflorescences des cyanobactéries nocives. En effet, si l'on connaît les effets de certains facteurs (par ex. concentration de phosphore et d'azote dissous) sur le développement des cyanobactéries et leur présence dans la colonne d'eau, nous pourrions tenter de réduire leur impact. Cette étude portait sur la compréhension du recrutement des akinètes des Nostocales, leur formation et les variables (turbulence, température, intensité lumineuse et nutriments) qui les influencent en milieu naturel. Nous avons déterminé lesquelles de ces variables stimulent la formation d'akinètes et leur sédimentation. Nous avons aussi tenté de quantifier l'évolution de l'abondance des akinètes dans les sédiments des deux régions (littorale et pélagique) et de faire la relation avec le recrutement.

Au niveau de la concentration des akinètes dans les sédiments, il ne semble pas y avoir de différence entre la zone littorale et la zone pélagique. Cependant, on peut observer la variation temporelle des akinètes qui y sont accumulés. Le recrutement des akinètes et des cellules végétatives à lieu à tous les sites que nous

avons échantillonnés le long d'un transect longitudinal allant du littoral à la zone profonde. Dans nos pièges de recrutement, nous avons trouvé plus de cellules végétatives que d'akinètes. Les variables qui influencent le recrutement des akinètes varient en fonction des genres. Chez *Anabaena*, le recrutement d'akinètes est influencé par l'augmentation de l'intensité lumineuse dans l'eau, alors que pour *Aphanizomenon*, c'est l'augmentation des concentrations de DP et DN qui le favorise. Le recrutement des cellules végétatives est aussi semblable entre la zone littorale et la zone pélagique pour *Anabaena* et *Aphanizomenon*, mais pour ce qui est des akinètes, le recrutement est plus important dans la zone littorale pour *Anabaena*. Chez *Aphanizomenon*, bien que les taux de recrutement soient semblables aux deux sites, le recrutement est plus hâtif au littoral.

Les variables qui influencent positivement la production d'akinètes chez *Ap. flos-aquae*, *An. flos-aquae*, *Ap. flexuosum* et *Ap. gracile* sont la diminution de la température et l'augmentation de la concentration des NO_x dissous. Pour *An. spiroides*, c'est l'augmentation de la température et des concentrations de DP qui ont pour effet d'augmenter la production d'akinètes. Alors que pour *An. solitaria*, l'augmentation de la lumière combinée à l'augmentation de la concentration de DN et de NO_x la semaine précédente favorisent la formation d'akinètes. La sédimentation des akinètes d'*Aphanizomenon* serait influencée par la diminution de la lumière.

Les conclusions de notre étude sont que les akinètes présents à la surface des sédiments peuvent germer ou être recrutés dans la colonne d'eau dépendamment de l'influence des variables sur les akinètes. Certaines questions demeurent et devraient être explorées telles que l'état physiologique des akinètes lors de leur recrutement, la proportion relative des akinètes et des filaments dans les sédiments de surface et l'impact du zooplancton sur la dynamique des akinètes.

3.7 Bibliographie

- Adams, David G., et Paula S. Duggan. 1999. « Heterocyst and akinete differentiation in cyanobacteria ». *New Phycologist*, vol. 144, p. 3-33.
- Baker, Peter D., et Daniel Bellifemine. 2000. « Environmental influences on akinete germination of *Anabaena circinalis* and implications for management of cyanobacterial blooms ». *Hydrobiologia*, vol. 427, p. 65-73.
- Barbiero, Richard P., et Jacob Kann. 1994. « The importance of benthic recruitment to the population development of *Aphanizomenon flos-aquae* and internal loading in a shallow lake ». *Journal of Plankton Research*, vol. 16, p. 1581-1588.
- Barbiero, Richard P. et E. B. Welch. 1992. « Contribution of benthic blue-green algal recruitment to lake populations and phosphorus translocation ». *Freshwater Biology*, vol. 27, p. 249-260.
- Braune, W. 1979. « C-phycocyanin - the main photoreceptor in the light dependent germination process of *Anabaena* akinetes ». *Archives of Microbiology*, vol. 122, p. 289-295.
- Brunberg, Anna-Kristina, et Peter Blomqvist. 2003. «Recruitment of *Microcystis* (cyanophyceae) from lake sediments: the importance of littoral inocula». *Journal of Phycology*, vol. 39, p. 58-63.
- Chauvat, F. B. Corre, M. Herdman. et F. Joset-Espardellier. 1982. « Energetic and metabolic requirements for the germination of akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524 ». *Archives of Microbiology*, vol. 133, p. 44-49.
- Cmiech, Helena A., Colin S. Reynolds et Gordon F. Leedale. 1984. « Seasonal periodicity, heterocyst differentiation and sporulation of planktonic cyanophyceae in a shallow lake, with special reference to *Anabaena solitaria* ». *European Journal of Phycology*, vol. 19, p. 245-257.
- Cmiech, Helena A., Gordon Leedale et Colin S. Reynolds. 1988. « Morphological and ultrastructural variability of planktonic cyanophyceae in relation to seasonal periodicity. IV. *Aphanizomenon flos-aquae* : vegetative cells, heterocysts, akinetes ». *European Journal of Phycology*, vol. 23, p. 239-250.

- Fortin, David. 2002. « Développement postglaciaire du marais riverain du lac Bromont et examen critique de la method de detection des changements de niveaux d'eau ». Mémoire présenté à la Faculté des arts et des sciences, Département de Géographie, Université de Montréal, Montréal, p. 0-63.
- Gladyshev, M. I., V. I. Kolmakov, E. S. Kravchuk, G. S. Kalacheva, A. A. Kolmakova, I. V. Gribovskaya, A. V. Moskvicheva, M. Yu Trusova, M. D. Zhilenkov, et O. N. Makhutova. 2001. « Germination of cyanobacterial akinetes from bottom deposits in water from blooming and nonblooming ponds under experimental conditions ». *Doklady Biological Sciences*, vol. 378, p. 236-239. Translate from *Doklady Akademii Nauk*, vol. 378, p. 134-137.
- Haney, James F. 1987. « Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions ». *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 21, p. 467-475.
- Head, R. M., R. I. Jones et A. E. Bailey-Watts. 1999. « An assessment of the influence of recruitment from the sediment on the development of planktonic populations of cyanobacteria in a temperate mesotrophic lake ». *Freshwater Biology*, vol. 41, p. 759-769.
- Imberger, J., et J. C. Patterson. 1990. « Mixed layer dynamics in a lake exposed to a spatially variable wind field ». *Limnology and Oceanography*, vol. 30, p. 473-488.
- Jones, Roger I. 1979. « Notes on the growth and sporilation of a natural population of *Aphanizomenon flos-aquae* ». *Hydrobiologia*, vol. 62, p. 55-58.
- Karlsson, Irene. 2003. « Benthic growth of *Gloeotrichia echinulata* cyanobacteria ». *Hydrobiologia*, vol. 506-509, p. 189-193.
- Karlsson-Elfgren, Irene, et Anna-Kristina Brunberg. 2004. « The importance of shallow sediments in the recruitment of *Anabaena* and *Aphanizomenon* (cyanophyceae) ». *Journal of Phycology*, vol. 40, p. 831-836.
- Kezhi, Bai, Wu Guoliang et Cui Cheng. 1985. « Studies on the mechanism of light-dependent germination of akinetes of blue-green algae ». *Hydrobiologia*, vol. 123, p. 89-91.
- Kim, B., H., W. S Lee, Y.-O. Kim, H.-O. Lee et M.-S. Han. 2005. « Relationship between akinete germination and vegetative population of *Anabaena flos-aquae* (Nostocales, Cyanobacteria) in Seokchon reservoir (Seoul, Korea) ». *Archives of Hydrobiology*, vol. 163, p. 49-64.

- Kravchuk, E. S., Ivanova, E. A. et Gladyshev, M. I. 2002. « Seasonal dynamics of the numbers of *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb. akinetes in the surface layer of bottom sediments and bulk water». *Doklady Biological Sciences*, vol. 384, p. 233-234.
- Latour, Delphine, et Hervé Giraudet. 2004. « Factors influencing the spatio-temporal distribution of benthic *Microcystis aeruginosa* colonies (Cyanobacteria) in the hypertrophic Grangent Reservoir (Loire, France) ». *Comptes Rendus Biologies*, vol. 327, p. 753-761.
- Li, Renhui, Masayuki Watanabe et Makoto M. Watanabe. 1997. « Akinete formation in planktonic *Anabaena* spp (Cyanobacteria) by treatment with low temperature ». *Journal of Phycology*, vol. 33, p. 576-584.
- Livingstone, David, et G. H. M. Jaworski. 1980. « The viability of akinetes of blue-green algae recovered from the sediments of Rostherne Mere ». *European Journal of Phycology*, vol. 15, p. 357-364.
- Lund, J. W. G., C. Kipling, et E. D. Le Cren. 1958. « The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting ». *Hydrobiologia*, vol. 11, p. 1573-5117.
- Morris, A. W., et J. P. Riley. 1963. « The determination of nitrate in seawater ». *Analytica Chimica Acta*, vol. 29, p. 272-279.
- Murphy, J., et J. P. Riley. 1962. « A modified single solution for the determination of phosphate in natural waters ». *Analytica Chimica Acta*, vol. 27, p. 31-36.
- Nixdorf, Brigitte, Ute Mischke et Jacqueline Rucker. 2003. «Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales». *Hydrobiologia*, vol. 502, p. 111 – 121.
- Paerl, H. W. 1988. « Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters ». *Limnology and Oceanography*, vol. 33, p. 823-847.
- Pannard, Alexandrine, Beatrix E. Beisner, David F. Bird and Dolors Planas. «Vertical internal modes in a small lake: ecological consequences for metalimnetic phytoplankton populations». Submitted
- Rai, A. N., V. V. Rao et H. N. Singh. 1988. « Metabolic changes associated with akinete germination in the cyanobacterium *Anabaena doliolum* ». *New Phycologist*, vol. 109, p. 133-138.

- Reynolds, Colin S. 1971. « The ecology of the planktonic blue-green algae in the north Shropshire meres, England ». *Fld Stud.*, vol. 3, p. 409-432.
- Reynolds, Colin S. 1972. « Growth, gas vacuolation and buoyancy in a natural population of a planktonic blue-green alga ». *Freshwater Biology*, vol. 2, p. 87-106.
- Reynolds, Colin S., G. H. M. Jaworski, H. A. Cmiech et G. F. Leedale. 1981. « On the annual cycle of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* Kutz. Emend. Elenkin ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, vol. 293, p. 419-477.
- Reynolds, Colin S., Roderick Lewis Oliver et Anthony E. Walsby. 1987. « Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environments ». *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 21, p. 379-390.
- Rother, J. A. et P. Fay. 1977. « Sporulation and the development of planktonic blue-green algae in two Salopian Meres ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, vol. 196, p. 317-332.
- Rother, J. A., et Peter Fay. 1979. « Blue-green algal growth and sporulation in response to simulated surface bloom conditions ». *European Journal of Phycology*, vol. 14, p. 59-68.
- Stahl-Delbanco, Annika, Lars-Anders Hansson et Mykael Gyllstrom. 2003. « Recruitment of resting stages may induce blooms of *Microcystis* at low N:P ratios ». *Journal of Plankton Research*, vol. 25, p. 1099-1106.
- Stainton, M. P., M. J. Capel et F. A. J. Armstrong. 1974. « The chemical analysis of freshwater ». *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada Miscellaneous Special Publication*, vol. 25, Ottawa, p. 125.
- Steedman, H. F. 1976. « General and applied data on formaldehyde fixation of marine zooplankton ». p. 103-154. In H. F. Steedman (ed.), *Zooplankton fixation and preservation*. The UNESCO Press. Paris
- Sutherland, Joan M., Michael Herdman et William D. P. Steward. 1985. « Akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524: morphological changes during synchronous germination ». *Archives of Microbiology*, vol. 142, p. 269-274.
- Tan, Xiao, Fan-xiang Kong, Huan-sheng Cao, Yang Yu et Min Zhang. 2008. « Recruitment of bloom-forming cyanobacteria and its driving factors ». *African Journal of Biotechnology*, vol. 7, p. 4726-4731.

- ter Braak, C. J. F. 1990. « Update notes: CANOCO version 3.10 ». Agricultural Mathematics Group, Wageningen, The Netherlands.
- Thorpe, S. A., and R. Jiang. 1998. « Estimating internal waves and diapycnal mixing from conventional mooring data in a lake ». *Limnology and Oceanography*, vol. 43, p. 936-945.
- Trimbee, Annette M., et G. P. Harris. 1984. « Phytoplankton population dynamics of a small reservoir : use of sedimentation traps to quantify the loss of diatoms and recruitment of summer bloom-forming blue-green algae ». *Journal of Plankton Research*, vol. 6, p. 897-918.
- Tsujimura, Shigeo. 2004. « Reduction of germination frequency in *Anabaena* akinetes by sediment drying : a possible method by which to inhibit bloom formation ». *Water Research*, vol. 38, p. 4361-4366.
- van Dok, Wendy, et Barry T. Hart. 1996. « Akinete differentiation in *Anabaena circinalis* (cyanophyta) ». *Journal of Phycology*, vol. 32, p. 557-565.
- Verspagen, Jolanda, M. H., Eveline O. F. M. Snelder, Petra M. Visser, Klaus D. Jöhnk, Bas W. Ibelings, Luuc R. Mur et Jef Huisman. 2005. « Benthic-pelagic coupling in the population dynamics of the harmful cyanobacterium *Microcystis* ». *Freshwater Biology*, vol. 50, p. 854-867.
- Wetzel, Robert G. 2006. « Limnology, lakes and rivers ecosystems ». 3rd ed. Elsevier, Academic Press. California. Pp. 1006.
- Wildman, Ruth B., Judith H. Loescher et Carol L. Winger. 1975. « Development and germination of akinetes of *Aphanizomenon flos-aquae* ». *Journal of Phycology*, vol. 11, p. 96-104.
- Wood, A. Susanna, Katrin Jentsch, Andreas Rueckert, David P. Hamilton et S. Craig Cary. 2009. « Hindcasting cyanobacterial communities in lake Okaro with germination experiments and genetic analyses ». *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Ecology*, vol. 67, p. 252-260.

CHAPITRE IV

ENVIRONMENTAL FACTORS AFFECTING CYANOBACTERIA VERTICAL DISTRIBUTION AND ABUNDANCE IN A SMALL STRATIFIED MESOTROPHIC LAKE

Ce chapitre traite de la distribution verticale des cyanobactéries dans la colonne d'eau et de leur abondance en fonction des variables environnementales mesurées ainsi que des variables qui peuvent être des indicateurs des efflorescences. Tout le processus scientifique sous-tendant cette démarche ainsi que la rédaction a été réalisé par M. Jourdain sous la direction de D. Planas et la co-direction de B. Beisner. Ce chapitre est sous forme d'article rédigé en anglais pour une publication dans une revue scientifique.

4.1 Abstract

Cyanobacteria blooms have been increasing in lakes around the world. Many of the lakes that have recently experienced cyanobacteria blooms have had very nutrient-poor mixing zones. Our objectives were 1) to follow the evolution of the spatial distribution of cyanobacteria, comparing a littoral and a deep pelagic site, 2) to determine which of the main environmental factors (temperature, light intensity, turbulence and nutrients) most affect cyanobacteria abundance at each site, 3) to determine which of these variables best explains the vertical structure and species coexistence of cyanobacteria and 4) to identify potential drivers of bloom formation. The study site was Lake Bromont, a mesotrophic lake located in the province of Quebec (Canada). We sampled weekly the water column at different depths at both littoral and pelagic sites. We measured *in situ* temperature, light and algal fluorescence. We took water samples for nutrient measurements and cyanobacteria identification and enumeration. Levels of turbulence were evaluated using temperature data continuously recorded *in situ*. Our results show a link between vertical stratification and seasonal succession of cyanobacteria communities which is similar in the epilimnia of both littoral and pelagic regions. Maximum cyanobacterial abundance occurred consistently in the metalimnion and near the surface of the hypolimnion. Cyanobacteria abundance was negatively related to DP, light and NO_x . Their distribution was a function of physical environmental drivers that depended on the species in question. Some species were distributed in defined layers while the position of others in the water column varied through time. The most important predictors of surface blooms were turbulence as measured by L_N , the previous day's wind speed, solar radiation and precipitation.

4.2 Introduction

In recent decades, cyanobacterial blooms have been increasing in lakes around the world. Contrary to expectation, many of the lakes that have recently experienced cyanobacteria blooms have nutrient-poor mixing (epilimnetic) zones. Given that in such lakes the distribution of phytoplankton can be highly heterogeneous vertically and influenced by the habitat structure (Longhi and Beisner, 2009), it is of interest to examine the spatial distribution of cyanobacteria to understand how they optimise their growth in such nutrient-poor environments.

Lakes are complex physical systems in which flows of energy are caused mainly by external forcing like wind which affects heat transfer at the surface and, produces internal waves and currents (Marti and Imberger, 2008). Water movement can determine the spatial distribution of chemical and biological components in aquatic ecosystems at small and large scales (MacIntyre, Romero and Kling, 2002; Marti and Imberger, 2008). In thermally stratified lakes, two important resources for algae present opposite gradients in the water column; light intensity is higher near to the surface and nutrients are higher in deep waters, close to the sediments (Klausmeier and Litchman, 2001). Microalgae (phytoplankton) must therefore develop strategies to obtain both resources.

The main variables controlling cyanobacteria growth are water temperature, which controls enzymatic and physiological processes, as well as light intensity and nutrient availability, which control photosynthesis and growth rates respectively (Robarts and Zohary, 1987; Laamanen, 1997). Cyanobacteria, in particular, have the capacity to regulate their buoyancy in order to optimize their access to resources (Reynolds, Oliver and Walsby, 1987). Buoyancy is regulated by photosynthetic activity, carbohydrate reserve production and gas vacuole. Modification of their position in the water column, although driven by light, is modulated by nutrient availability (Oliver, 1994). As a result, cyanobacteria can adjust their buoyancy and

move to different depths as irradiance levels change (Walsby, 2005). Nutrient distribution through spatial gradients can favour cyanobacteria in defined layers (Pannard *et al.*, submitted). In lakes with low nutrient concentration in the pelagic region, wind forcing will result in an increase nutrient exchange between water and sediments which will favour cyanobacterial growth (Bostrom *et al.*, 1988).

Our research recent data has demonstrated that in a small stratified lake, strong wind events increased upward nutrient fluxes from the hypolimnion to the metalimnion and algal biomass, thereby decreasing light availability for the algal in deep layers (Pannard *et al.*, submitted manuscript). Spatial patterns of cyanobacteria species composition and distribution in stratified lakes are poorly understood. Cyanobacteria bloom formation should result from a convergence of environmental conditions and cyanobacteria adaptive strategies (Oliver and Ganf, 2000). Probably the major factor contributing to blooms results from anthropogenic change affecting ecosystem integrity. Specifically, lake ecosystems are affected in the short term by an influx of nutrients (Schindler, Bayley and Parkes, 1996) and increasing wind effects (Scully, Leavitt and Carpenter, 2000), and in the long term by global warming (Johnk *et al.* 2008).

The overall goal of this study was to determine the main variables that influence the abundance of cyanobacteria in a small stratified lake with very low concentrations of nutrients in the epilimnion in summer and where blooms occur. Our specific objectives were 1) to follow the evolution of the spatial distribution of cyanobacteria, comparing a littoral and a deep pelagic site, 2) to determine which of the main environmental factors (turbulence, temperature, light intensity, phosphorus and nitrogen) most affect cyanobacteria abundance in each site, 3) to determine which of these variables best explains the vertical structure and species coexistence of cyanobacteria, and finally 4) to identify potential drivers of bloom formation. To understand spatial cyanobacteria distribution, we sampled a pelagic site (epilimnion,

metalimnion and in the upper hypolimnion) and also we compared the pelagic site with a littoral site.

4.3 Materials and Methods

4.3.1 Study site

Lake Bromont (45°16' N, 72°40' W) is a small mesotrophic lake (total phosphorus: 5 to 10 µg/L, Wetzel, 2006) with a surface area of 0.45 km² and a maximum depth of 7.2 m. It is located in the Eastern Township region of Quebec (Canada) in the North Yamaska watershed. The lake watershed has an area of 23.47 km². Sampling occurred weekly during the ice-free season (between June 3th and October 20th, 2008) at two stations, one in the littoral zone (depth of 3 m, S1) and the other in a deep, pelagic zone (6 m, S4) (Fig. 4.1). We sampled at 1.5 m depth at S1 and at various depths corresponding to the mid depths of epilimnion (Epi) and metalimnion (Meta) and at 0.5 m above the sediments (corresponding generally to the conjuncture of the Meta and hypolimnion layers, but occasionally corresponded to the hypolimnion (Hypo)) at S4.

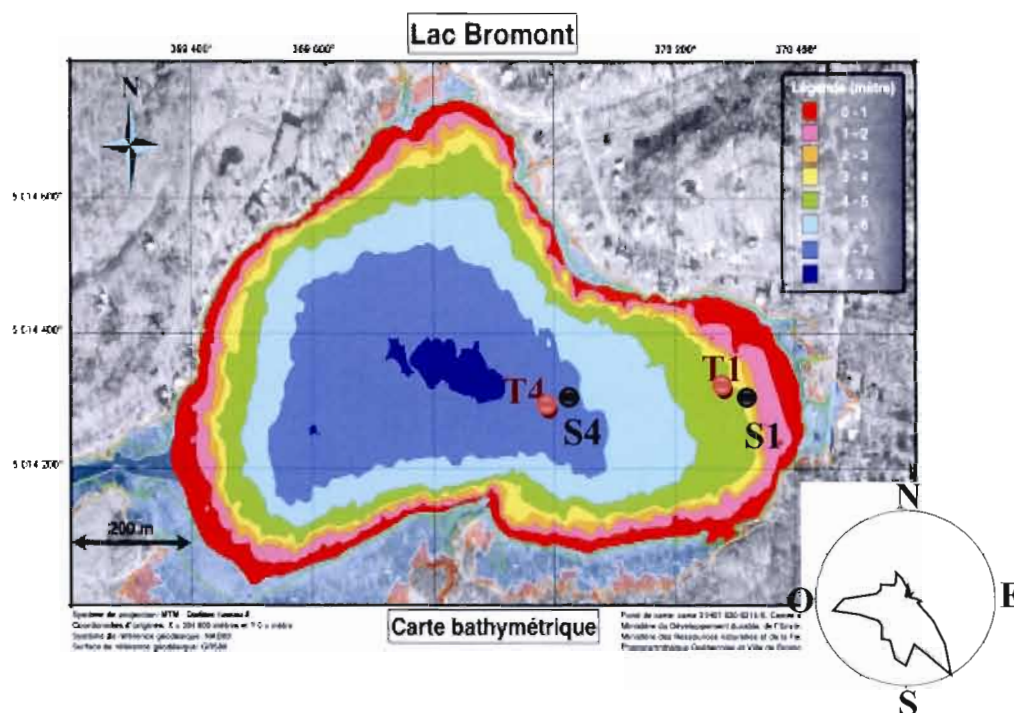


Figure 4.1 Bathymetric map of lake Bromont. The black dots present the location of the two sampled stations and red dots the localisation of the thermistor chains. The dominant wind direction is inserted in a wind rose for the period between June 3th and October 20th

4.3.2 Physical and chemical data collection

4.3.2.1 Meteorological data

To evaluate the physical drivers of bloom formation we used incident solar radiation, precipitation, wind speed and wind direction data obtained from the closest meteorological station (Weather service of Canada, Environment Canada) located in Frelighsburg 25 km southwest of the lake. Data were collected hourly for solar radiation and wind, but daily for precipitation. Solar radiation data in J/m²s were transformed to $\mu\text{mol photons/m}^2\text{s}$ by multiplying by 2.1 (1 J/m²s = 4.601 $\mu\text{mol photon/m}^2\text{s}$ multiplied by a factor 0.45 to account for Nixdorf, Mischke and Rucker, 2003). Daily averages were calculated for all meteorological variables. Light intensity

daily average was determined at each depth in terms of $\mu\text{mol photon/m}^2\text{s}$. The representativeness of the data from this weather station was compared by Pannard *et al.* (submitted) to values from a newer meteorological station installed in the middle of Lake Bromont in 2009. The comparison demonstrated that daily the maximum in the dominant westerly wind velocity were under-estimated: local wind velocities were at least double those measured at Frelighsburg.

4.3.2.2 Physical data

Temperature profiles were measured weekly using a YSI 6920 multisonde (YSI *Environmental Company Inc.*, San Diego, CA, USA) at every 0.5 m from the surface to the sediments at each site.

Turbulence was evaluated continuously using two *in situ* thermistor chains composed of Hobo *water temp pros* (Onset Computer Corporation, Bourne, USA, $\pm 1^\circ\text{C}$) placed at every 0.5 m in the water column and with data recorded every 15 minutes. Hourly averages were used to calculate time series of buoyancy frequency ($N^2 \text{ s}^{-1}$) and the Lake Number (L_N). Buoyancy frequency is related to the water density gradient at a specific depth (z), and it is calculated using the formula of Thorpe and Jiang (1998):

$$N^2 = -(\rho/\rho)(d\rho/dz)(g/\rho)$$

where ρ is water density and g the gravitational acceleration. When N^2 tends toward zero, the water mass is subject to the influence of internal turbulence. We used N^2 as a proxy for turbulence in a given depth.

The effect of wind forcing on the lake was evaluated by the L_N . This variable is calculated from thermal stratification structure and wind forcing and we used the formula of Imberger and Patterson (1990).

$$L_N = \frac{S_t (H - h_t)}{u_*^2 A_S^{3/2} (H - h_v)}$$

where S_t is the stability of the lake, H is the total depth, h_t is the height from the bottom of the lake to the thermocline, u_* is the water shear velocity due to wind, A_S is the surface area of the lake and h_v is the height of the water column at its deepest point. Values of $L_N \leq 1$ indicate a mixed water column, and values close to 1 indicate upwelling of hypolimnetic water. Values between 1 and 12 indicate internal waves and greater than 12, indicate calm, stably stratified conditions.

4.3.2.3 Chemical data

Water samples were taken weekly at all sampled depths (S1: 1.5 m, S4: Epi, Meta and Hyp) using a 6 L van Dorn bottle. A volume of 240 ml was filtered onto 0.45 μm , nucleopore filters for dissolved nutrients including: total dissolved phosphorus (DP), total dissolved nitrogen (DN) and nitrites/nitrates (NO_x). In the laboratory, DP and DN samples were digested in an autoclave at 150 atm using persulfate solution. DP concentrations were quantified by a colorimetric method (Murphy and Riley, 1962). DN and NO_x concentrations were measured by colorimetric methods according to Morris and Riley (1963) as modified by Stainton, Capel and Armstrong (1974).

4.3.3 Biological data

Water subsamples (50 ml) from the van Dorn bottle at both stations at all sampled depths were preserved with Lugol's solution (Steedman, 1976) for later identification. Cyanobacteria species were identified and enumerated using an inverted microscope (Leica DMIRB) following the Utermöhl method (Lund, Kipling and Le Cren, 1958). We also registered the date when blooms were observed at the

surface at our sampling days. In addition, we obtained the records of blooms observed by the Quebec Ministry of Environment (Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs, MDDEP, QC).

The Fluoroprobe (BBE Moldaenke GMBH, Kiel-Kronshagen, Germany) allows an evaluation of the relative biomass of cyanobacteria in the water column based on fluorometric measures of chlorophyll *a* concentration (Chla, µg/L) and cyanobacteria specific pigments (Beutler *et al.* 2002). The fluoroprobe also estimated the biomass of other algae groups (diatoms + chrysophytes, chlorophytes, and cryptophytes). The relation between cyanobacteria fluorescence and cyanobacteria abundance was verified microscopically at the same depth.

4.3.4 Statistical analyses

To compare *in situ* cyanobacteria chla fluorescence with microscopic measurements a linear regression was performed. Multiple regression was used to determine which independent variables (turbulence, light, temperature, and nutrients) were related to cyanobacteria abundance. Collinearity of explanatory variables was verified first and highly correlated variables (>80%) were excluded. Incident light and nutrients were log transformed prior to analysis to satisfy normality and homoscedasticity assumptions. To determine the influence of environmental variables on cyanobacteria species composition and distribution in the water column, a redundancy analysis (RDA) was performed using CANOCO v.4.5 software (ter Braak, 1990). Species abundances were Hellinger transformed prior to the RDA (Legendre and Gallagher, 2001). In the RDA, we explicitly took into consideration spatio-temporal covariables like depth, time, and station to avoid violating autocorrelation assumptions. A forward selection of variables was done and significance was assessed using Monte-Carlo permutation (999 permutations). Finally, to determine which environmental variables (L_N , solar radiation, wind speed, temperature, and precipitation) were correlated with bloom formation, we used a

logistic multiple regression with mixed stepwise selection and we used explanatory variable data measured on the date blooms occurred as well as one and two days prior. Also we sorted explanatory variables by a regression tree analysis. All analyses other than the RDAs were performed in JMP v.7 (SAS Institute, Cary, NC).

4.4 Results

4.4.1 Spatial and temporal dynamics of environmental variables

Over the entire sampling period (June 10th to October 20th 2008), lake temperature varied between 8°C (Hypo) and 26.2°C (Epi) (Fig. 4.2) and the lake was stratified for much of that period. The Meta temperature varied between 20°C to 14°C before the autumn overturn period (Fig 4.2). The thermal stratification of Lake Bromont broke down during the week of September 29th.

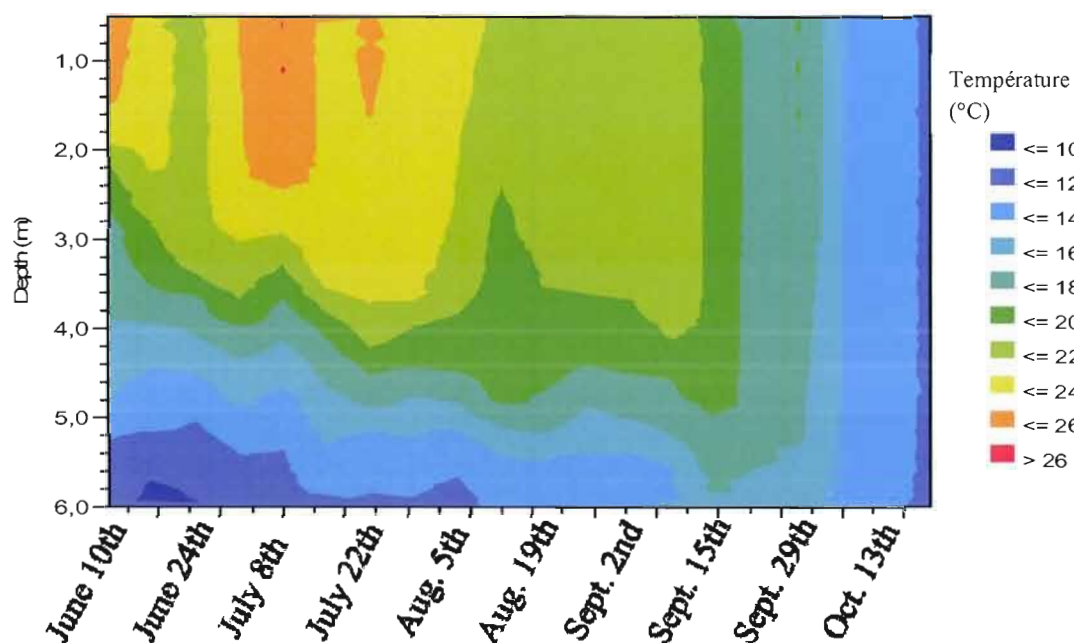


Figure 4.2 Spatio-temporal evolution of water temperature at the pelagic station (S4) in summer 2008, lake Bromont

The distribution of N^2 shows that the highest turbulence occurred in the Epi region (Fig. 4.3), its variability mainly being influenced by wind (Fig. 4.4) and metalimnetic intrusion (Fig. 4.2). During fall turnover, turbulence affected the entire water column as evidenced by the progressive erosion of the Meta as temperature and incident of solar radiation decreased (Fig. 4.4). The L_N values presented in figure 4.5 shows that upwelling was occurred from June to mid-July and again from mid-September through October.

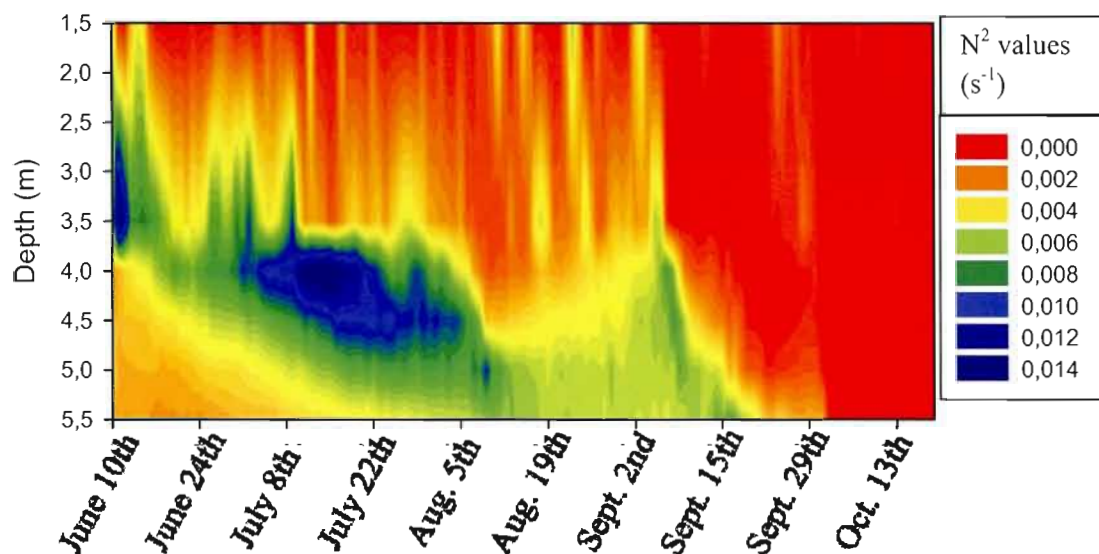


Figure 4.3 Spatio-temporal evolution of buoyancy frequency in the water column at the pelagic station in summer 2008, lake Bromont. When N^2 tends toward zero, the water mass is subject to turbulence mixing

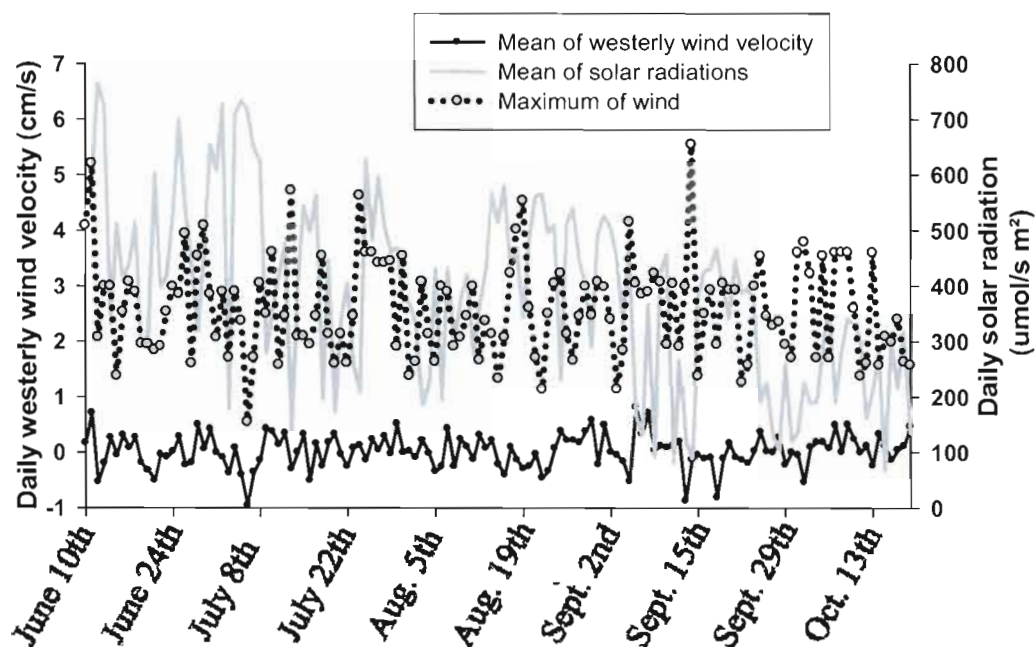


Figure 4.4 Daily solar radiation and daily westerly wind velocity with maximum values recorded at Frelighsburg meteorological station in summer 2008

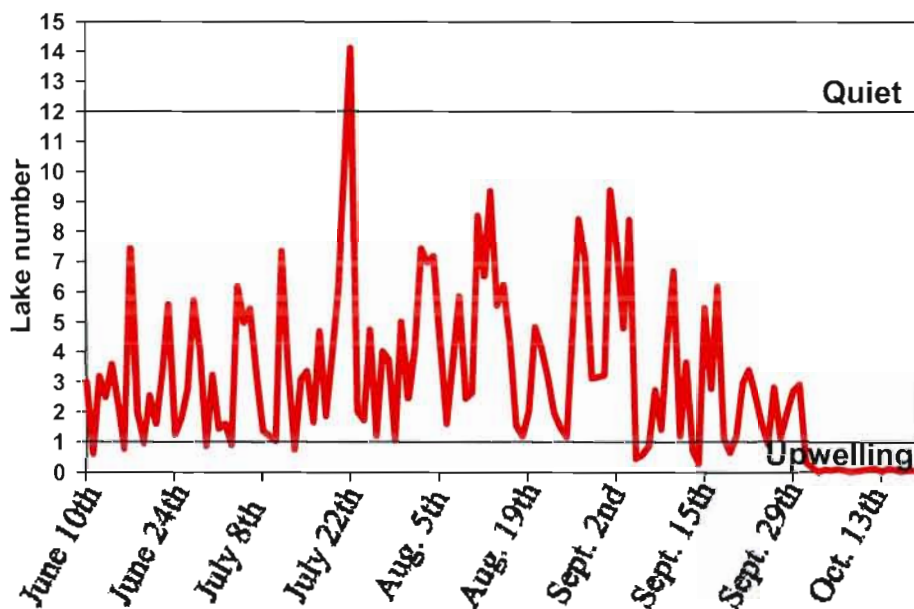


Figure 4.5 Daily values of Lake number (L_N) parameter. Over 12, quiet and calm conditions prevail and below 1, upwelling occurs

There was twice as much rainfall in the first part of the summer (June to mid-August) than at the end of summer and beginning of fall (mid August to end of October) (Fig. 4.6).

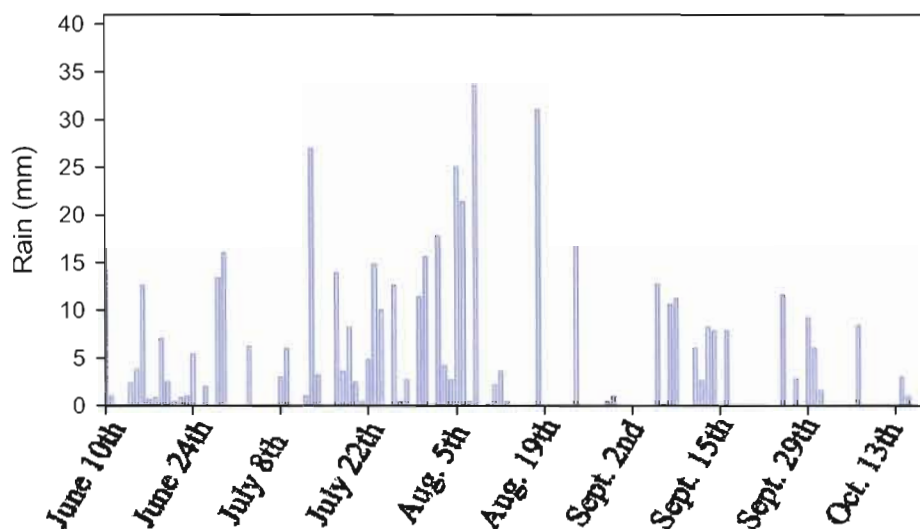


Figure 4.6 Daily precipitation recorded at Frelighsburg meteorological station in summer 2008

4.4.2 Light and nutrient gradients

Light penetration decreased through the summer (Fig. 4.7). Light intensity and penetration were higher in June to mid-July. After this period, the size of the layer having $< 25 \mu\text{mol photon m}^2/\text{s}$ grew continuously. The Meta zone (between 3m and 4.5m) never received light intensities under $100 \mu\text{mol photon m}^2/\text{s}$.

Nutrient gradients were highly variable through time (Figs. 4.8 and 4.9) particularly for DP. In lake Bromont, during the summer, sediments were an important source of phosphorus (Pannard *et al.*, submitted). It was only during Spring that the source of DP was probably derived externally. The pattern for NO_x was less

clear. Higher concentrations of NO_x were observed in June and at the end of September after autumn overturn, with some surface spikes in August (Fig 4.9). In summer 2008, our sampling resolution was not fine enough to allow the calculation of nutrient diffusion from the hypolimnion.

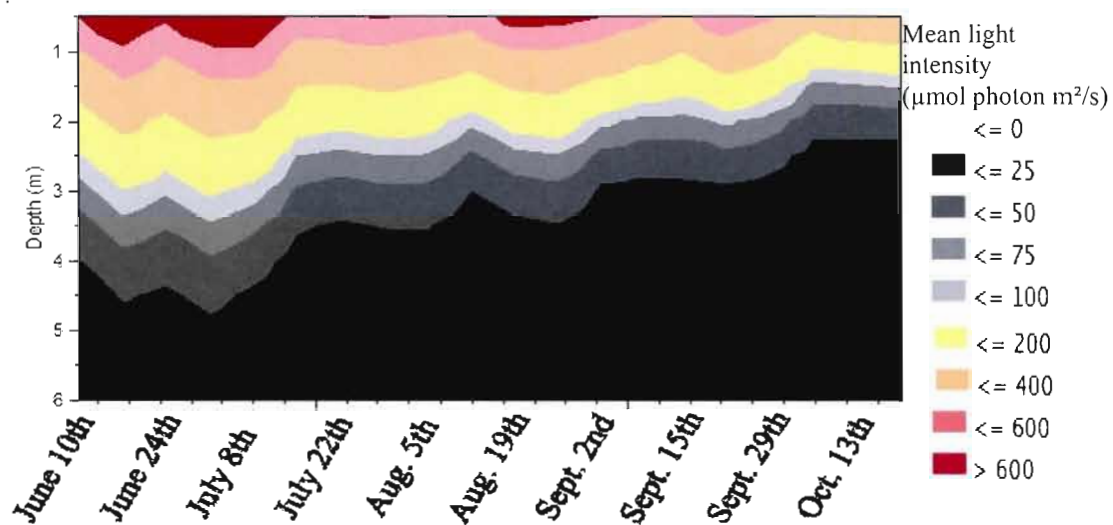


Figure 4.7 Spatio-temporal evolution of light intensities in the water column at the pelagic station, summer 2008, lake Bromont

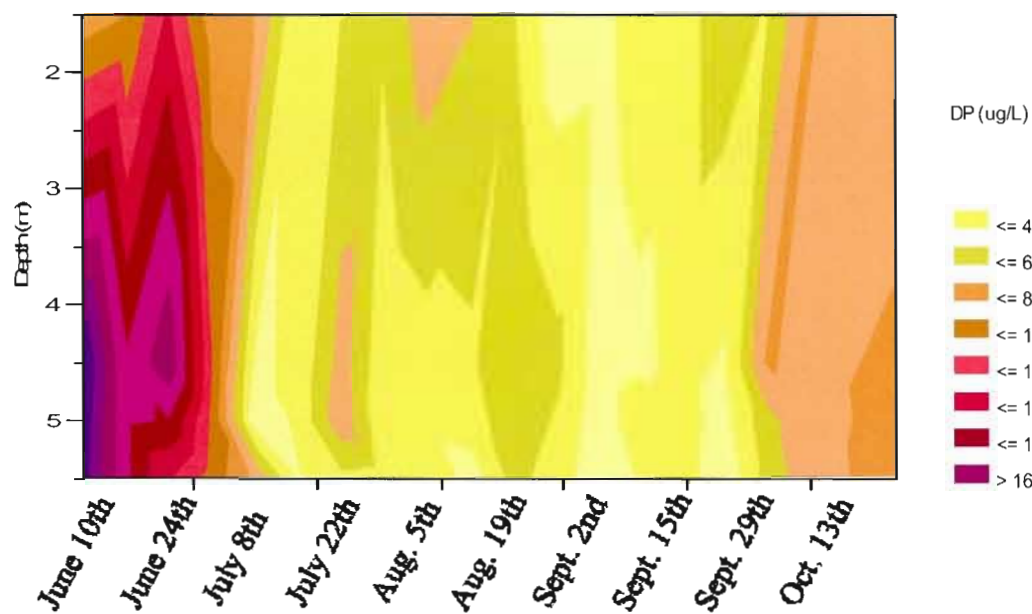


Figure 4.8 Concentration of dissolved phosphorus (DP) at the pelagic station in summer 2008, lake Bromont

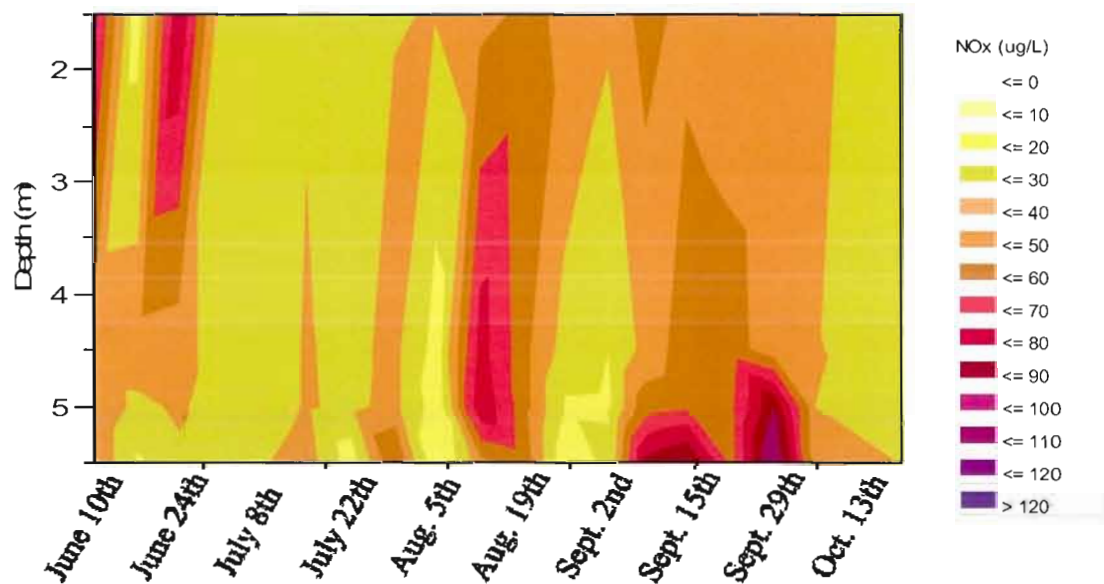


Figure 4.9 Concentration of dissolved nitrite and nitrate (NO_x) at the pelagic station in summer 2008, lake Bromont

4.4.3 Cyanobacteria distribution and species composition

Cyanobacteria dominated the algal community starting on June 17th with a diminution of this dominance towards the end of September (Fig. 4.10).

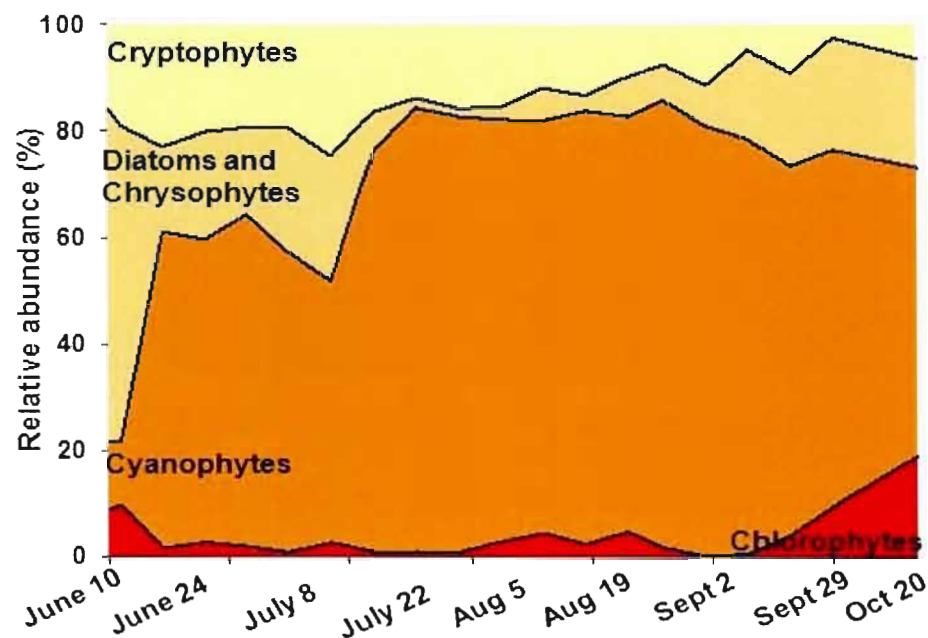


Figure 4.10 Relative abundance of algal groups from specific *in situ* chl *a* data during summer 2008 at the pelagic station (S4), lake Bromont

For the analysis of the spatial distribution of cyanobacteria for the entire summer, we transformed fluorescence data into cyanobacteria abundance because a highly correlated relationship was found for each sampling depth (cyanobacteria abundance (cell/L) = $15.51 + 0.94 \log \text{Chl}a$ cyanobacteria fluorescence ($\mu\text{g/L}$), $R^2=0.8132$, $n = 58$, $p<0.05$, Fig. 4.11).

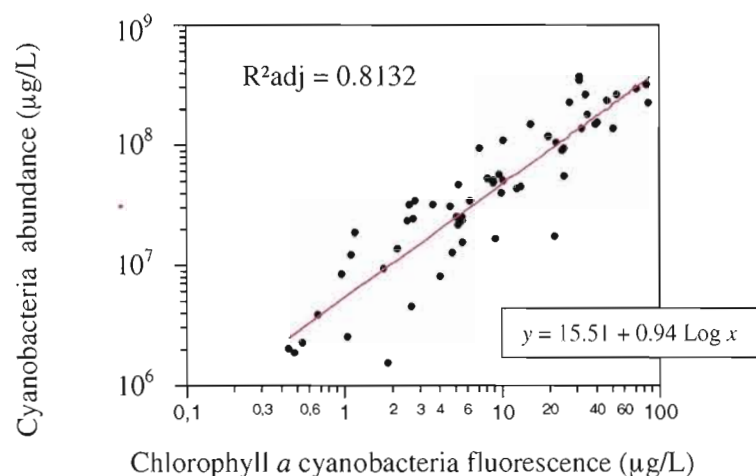


Figure 4.11 Relationship between cyanobacteria fluorescence and cyanobacteria abundance estimated by microscopy for all sampling dates and depth

The spatio-temporal evolution of cyanobacteria abundance at noon is presented in figures 4.12 and 4.13 in the littoral and pelagic respectively. In these figures, the letters indicate the depth at which water samples were taken for cyanobacteria community composition estimates. These points are linked to figure 4.14. For almost all the summer, the maximum abundance of cyanobacteria occurred in the Meta and Hypo. However, some peaks in cyanobacteria (maximum abundance) lower depths of the Epi also occurred over the summer (August 5th and September 15th). The spatial distribution of cyanobacteria in the littoral and pelagic stations were similar over the first 3m. Below the vertical distribution of cyanobacteria was heterogeneous with abundance peaks at certain depths (Fig. 4.13). These strong cyanobacteria peaks were usually found around 4.5 and 6 m deep (Fig. 4.13). The cyanobacteria abundance in the littoral was very low and could not explain blooms observed at the surface.

In figures 4.12 and 4.13, red arrows indicate when we observed blooms at the lake surface. Surface blooms were not associated with cyanobacteria abundance in the Epi. These blooms were composed of small blue-green jelly-like masses generated by *Planktothrix agardhii*.

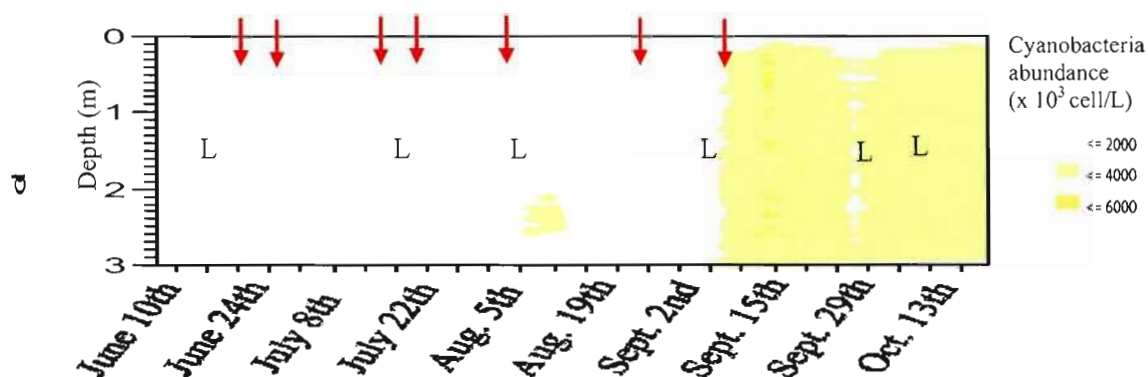


Figure 4.12 Spatio-temporal evolution of cyanobacteria abundance at noon at the littoral station in summer 2008. Red arrows indicate the dates where surface blooms were observed. The letter L correspond to fig 4.14.

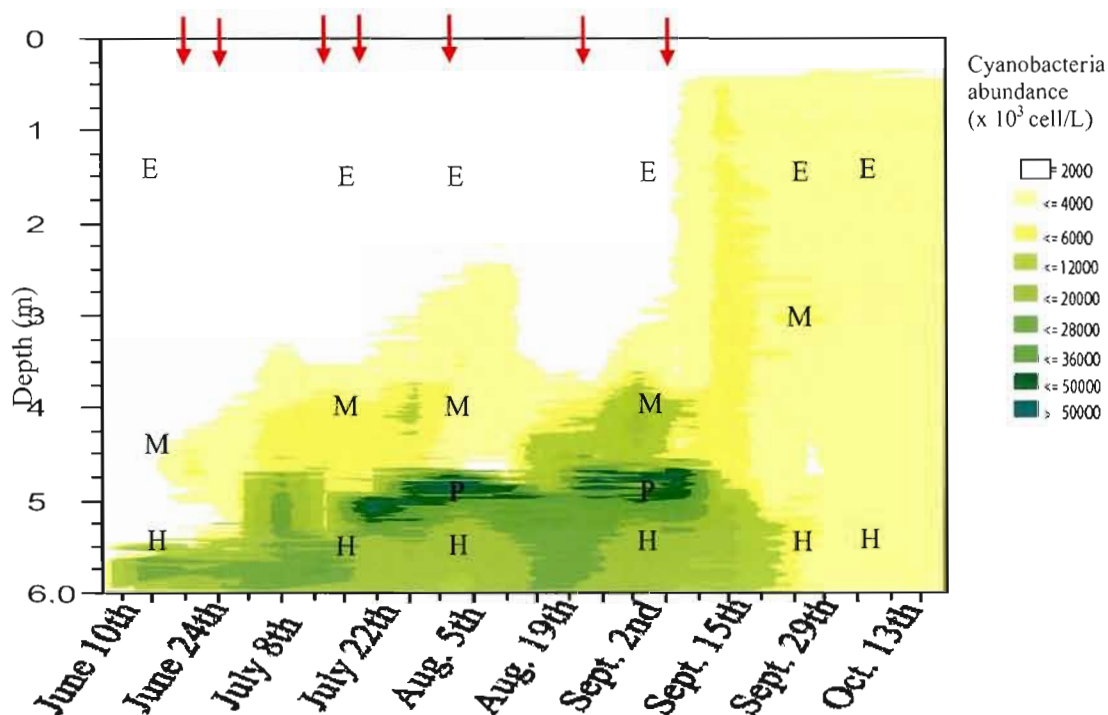


Figure 4.13 Spatio-temporal evolution of cyanobacteria abundance at noon at the pelagic station in summer 2008. Red arrows indicate the dates where surface blooms were observed. The letters E, M, P, and H correspond to fig. 4.14

The dominant cyanobacteria species were: *Planktothrix agardhii* (GOMONT) Anagnostidis et Komarek, *Anabanea spiroides* (KLEBAHN), *Anabaena flos-aquae* (G.S. WEST), *Anabaena solitaria* (KLEBAHN), *Aphanizomenon gracile* (LEMMERM.), *Aphanizomenon flexuosum* (KOM. et KOVÁČIK), and *Aphanizomenon flos-aquae* (RALFS ex BORN. et FLAH.).

Cyanobacteria species composition was sensibly similar in the littoral region and Epi of the pelagic region (Fig. 4.14). The shallow areas (Epi and Littoral), before mid-september were more diverse and characterised by the presence of *Anabaena* species and *Aphanizomenon gracile*. In the Meta, *Ap. flexuosum* was present together with other *Aphanizomenon* species. *Ap. flos-aquae* appeared toward the end of the summer. In the Hypo, there was a large abundance of *P. agardhii* associated with *Ap. gracile* at the beginning, and with *Ap. flos-aquae* at the end of summer. However, these species tended not to overlap vertically leading to species composition changes between the Meta, the peak and the Hypo. Changes in composition were also observed through time, but at mid-September these were restricted to changes within genera: for example, *Ap. flos-aquae* replaced *Ap. flexuosum*. During this period, these groups were always found above a deeper layer consisting of *P. agardhii*.

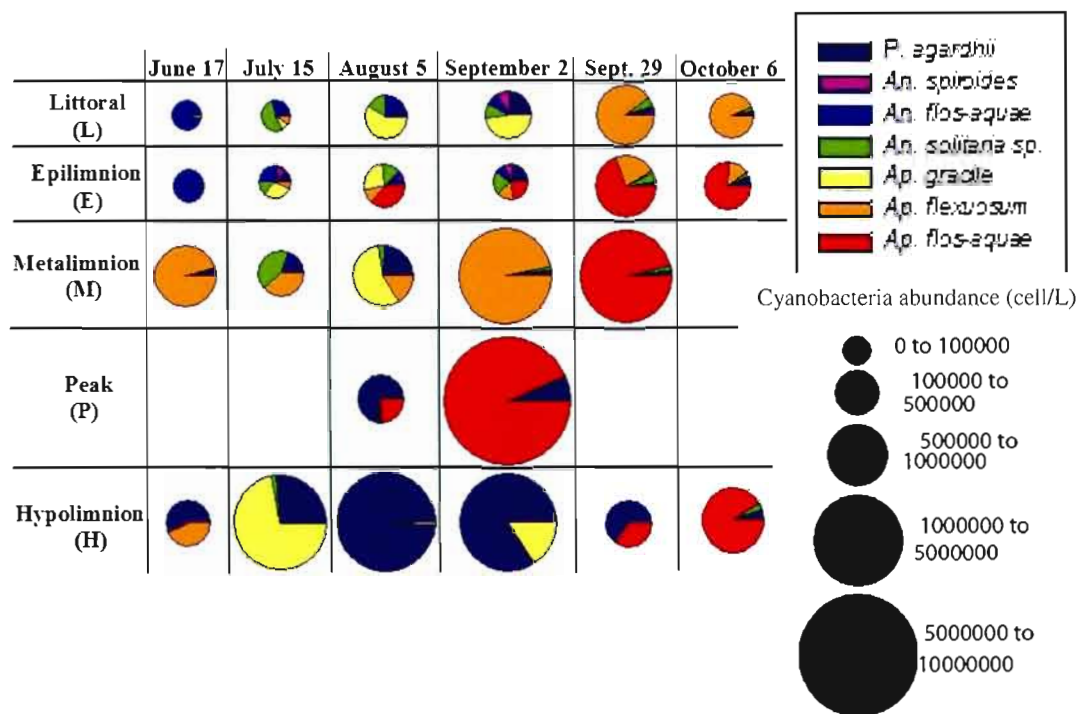


Figure 4.14 Abundance of the dominant cyanobacteria species showing their relative abundance (colours) and total abundance (size of lies) at the littoral station (L) and at four depths at the pelagic station (E, M, P and H)

4.4.4 Cyanobacteria spatio-temporal distribution

The RDA showed that the distribution of most species was influenced by light, nutrients, temperature and turbulence (Fig. 4.15), although the fit explained <14% of the total variation. Water temperature was positively related to the distribution of *Ap. flos-aquae*, *Ap. gracile*, *An. solitaria*, and *An. spiroides*. While *P. agardhii* was most correlated with the stability of water column (N^2) and increasing DN and DP concentrations and *An. flos-aquae* was positively correlated with light. Meanwhile, *Ap. flexuosum*, was separated from the other species in the RDA biplot, being negatively related to light and some to extent high NO_x concentrations.

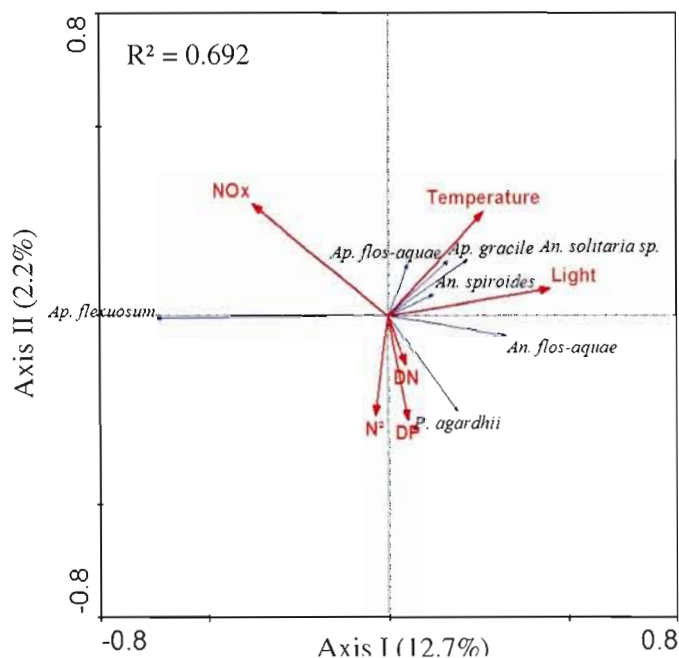


Figure 4.15 RDA biplot of the cyanobacteria species abundance (blue arrows) and measured environmental variables (red arrows) in all sampled sites (littoral region and pelagic region (Epi, Meta and Hypo)) between June 10th and October 20th

4.4.5 Surface bloom formation

From the logistic multiple regression, bloom formation was predicted by increasing values of four variables: solar radiation, precipitation, L_N and wind speed one day prior to bloom observation (Table 4.2, Likelihood ratio tests, $p < 0.05$, $R^2 = 0.6595$). The regression tree analysis (Fig. 4.16, $R^2 = 0.386$) allow us to determine for what values of physical conditions blooms were favoured. In figure 4.16, ``All rows`` refers to all 21 sampling dates (for which blooms were observed on 8 occasions). Conditions favouring blooms were total solar radiation incidence to the lake surface $> 956.25 \mu\text{mol photon/m}^2\text{s}$, precipitation $> 4.8 \text{ mm}$ and wind speed one day prior $> 2 \text{ m/s}$.

Table 4.1 Parameter estimate and effect likelihood ratio tests for the logistic multiple regressions used to predict factors driving blooms formation in lake Bromont

Source	Coefficient Estimate	Prob>ChiSq	R ² partial
L_N	-0.6897	0.0048	0.1052
Solar radiation	-0.0079	0.0111	0.0884
Precipitation	-0.4340	0.0081	0.0501
Wind-1day	-4.9553	0.0055	0.0334

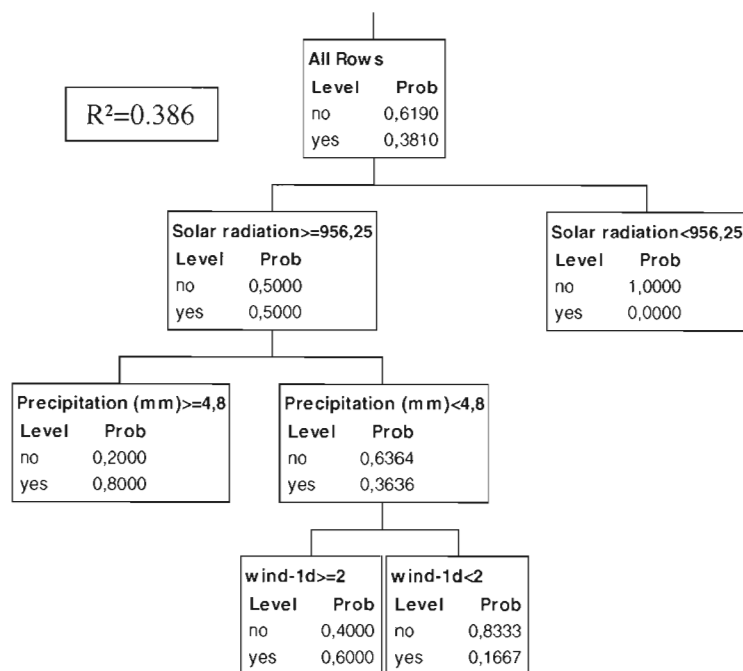


Figure 4.16 Regressions tree used to model of partitioning with significant variables from logistic multiple regressions. "No" signifies no blooms observed and "yes" signifies blooms were observed

4.5 Discussion

4.5.1 Cyanobacteria abundance

Cyanobacteria abundance peak occurred at the Meta-Hypo boundary from mid-June to mid-September. Cyanobacteria were constrained to a thin layer where they could likely optimize their exposure to light and nutrients. This deep peak was characterised by the presence of *P. agardhii* and *Aphanizomenon* spp. The presence of them at this depth is likely related to their low light requirements for growth (van Liere *et al.*, 1979; Oberhaus *et al.*, 2007) and the fact that *Aphanizomenon* spp filaments are less buoyant when they are exposed to irradiance that exceeds 100 $\mu\text{mol photon/m}^2\text{s}$ (Konapka, 1989). In Bromont lake, the depths of the Meta and Hypo were always below this irradiance level.

The negative relationship between NO_x and cyanobacteria abundance of non N_2 -fixing algae (*Planktothrix agardhii*) may indicate that nitrates were not the main species of nitrogen available below the mixing zone where the maximum abundance of such cyanobacteria was found. We did not measure NH_4 concentration in the water column, but it was probably the dominant nitrogen form in the deep water of lake Bromont, especially when dissolved oxygen concentrations were low ($< 1 \text{ mg/L}$, between June 24th and September 29th, data not shown). The DP concentration was low during the algal peak in deep water, except for short very high spikes around the mid-August. Total phosphorus (TP) was high (data not shown, average 58 $\mu\text{g/L}$ TP between June 10th to October 20th) at the depth of the biomass peak, indicating that algae likely quickly absorbed and accumulate any increases in phosphorus. We know that in Lake Bromont, phosphorus internal loading is an important source for water column phosphorus during the summer (McMeekin, 2009; Pannard *et al.*, submitted).

4.5.2 Cyanobacteria distribution and species composition

In study in lake Bromont, the cyanobacteria populations tended to be structured vertically but not horizontally; the species found in the Epi were essentially the same in the pelagic and in the littoral regions. Their ecophysiological aptitudes (low light adaptation, buoyancy, capacity to fix N_2) could help explain their heterogeneous vertical distribution and succession. The coexistence of several cyanobacteria populations in a given stratum likely represents a trade-off in their needs for light, temperature, and nutrients, or could be driven by turbulence.

In the vertical distribution of cyanobacteria, some genera, such as *Anabaena*, were more abundant in the Epi while *Aphanizomenon* species were mainly present in the Meta above the deepest layer consisting of *Planktothrix*. This vertical distribution may be attributable to the differential capacities of these taxa to respond to resource variations. *Anabaena* and *Aphanizomenon* are thought to share similar ecological niches in spite of the fact that *Anabaena* needs higher light and temperature compared to *Aphanizomenon*, and these two taxa also have different affinity for nutrients (De Nobel *et al.*, 1997a). For example, when phosphorus is in excess and ammonium is the major source of nitrogen *Anabaena* has a competitive advantage over *Aphanizomenon* (De Nobel *et al.*, 1997a and 1997b). However, if the phosphorus is variable in time, *Aphanizomenon* becomes favoured over *Anabaena* because its phosphorus uptake rate is faster (De Nobel *et al.*, 1997a and 1997b). We observed that relationship of these genera were negatively correlated with DP and NO_x concentration. However not all the species in a given genera were controlled by the same variable. *Aphanizomenon* species like *Ap. flos-aquae* and *Ap. flexuosum* remained mostly in the Meta above the *P. agardhii* layer.

For some species, like *Ap. flos-aquae*, the DP peak in the middle of August and September may explain the initiation of its growth in the Meta and Hypo, as well

as its dominance during autumn overturn when nutrient concentrations were high throughout the water column. These species can interact together for example during summer, at low irradiance values, *P. agardhii* was able to outgrow *Ap. flos-aquae*, because the latter's growth is more limited at low light (Zevenboom, Bij de Vaate and Mur, 1982). However, *P. agardhii* growth rate may be limited by nitrogen (Zevenboom, Bij de Vaate and Mur, 1982). Both variables explained the presence of *P. agardhii* in the Hypo. Furthermore, *Ap. flos-aquae*, as for other Nostocales, have lower affinity for phosphorus than non-N₂-fixing cyanobacteria (Suttle and Harrison, 1980) like *P. agardhii*. The abundance of different species of *Aphanizomenon* in the Meta and the Hypo is related to a low L_N , that should have enabled nutrient upwelling from the Hypo to Meta.

The literature is equivocal on the relationship between turbulence and *P. agardhii* growth. *P. agardhii* has been characterized as a turbulent-tolerant species common in the Epi (Dokulil and Teubner, 2000; Reynolds *et al.*, 2002). However, in Bromont lake this species occupied a metalimnetic niche (Pannard *et al.*, submitted). The Hypo is a zone generally less affected by turbulence than the Epi because the thermocline acts as a barrier and suppresses Epi turbulence transmission into the deep layers (Wetzel, 2006). Our results clearly demonstrate however that in this lake, the thermocline was not a stable barrier and rather, that turbulence produced oscillations in the Meta allowing nutrient intrusion in the Epi. Metalimnetic intrusion not only affected nutrient distribution, but also cyanobacteria. The upward movement of cyanobacteria after September 2nd was related to a period with $L_N < 1$ and decreasing intensity of solar radiation. This period also coincided with a species shift, *Ap. flos-aquae* became the dominant species at the deep peak. In this lake, it has been already demonstrated that internal waves present in the Meta are an important source of upward nutrient flux from the Hypo to the Meta (Pannard *et al.*, submitted). We could not certainly ascribe the importance of internal waves for nutrient fluxes from the Meta to the Epi in our study, since the weekly sampling for nutrient relative to the

hourly fluctuations in internal waves made any comparison meaningless. But for a given sampling data, we see that low L_N were associated with nutrient spike to the Epi.

4.5.3 Surface bloom formation

Knowing the factors that induce cyanobacteria blooms will enable better prediction of their occurrence in lakes. In Bromont lake with low nutrient availability in the surface mixed layer, we found that the physical variables related to water turbulence were a good predictor of *Planktothrix agardhii* surface blooms. The most important variable predictive of surface bloom formation was L_N , a measure of internal waves. The other variables in the model (solar high radiation, wind high speed one day prior, and high precipitation measured on the day of blooms as well as one day prior to bloom) were also important in explaining cyanobacteria surface blooms. Previous studies has explored the effect of high temperatures combined with high solar radiation on bloom production, and in a recent study heatwaves strongly favour the development of *Microcystis* blooms in an eutrophic lake (Johnk *et al.*, 2008).

The frequency and intensity of blooms in lake Bromont differed among years (two years of observation but our laboratory). These differences can be accounted for by the interannual variability in : the intensity and frequency of wind and precipitation, solar radiation, as well as cyanobacteria buoyancy. Blooms were more frequent in our study (2008) than in 2007 (Pannard *et al.*, submitted) but they were less intense than the two only August and September blooms observed in 2007. For both years, the L_N value was a good predictor for cyanobacteria upward fluxes and bloom formation.

4.6 Conclusions

We observed a vertical and temporal evolution in the abundance of cyanobacteria species during the ice-free season. Their total abundance increased from the epilimnion to the metalimnion-hypolimnion where their maxima occurred. The community composition was different in each strata, *Anabaena* spp were dominant in the epilimnion, *Aphanizomenon* spp in the metalimnion and *Planktothrix agardhii* in the hypolimnion. Vertical environmental gradients (turbulence, thermal stratification, light, and nutrients) explained the heterogeneous structure of the cyanobacteria community in the water column. Light and temperature positively affected the distribution of all *Anabaena* spp. *Ap. flexuosum* was negatively correlated to light intensity, and *Ap. flos-aquae* and *Ap. gracile* by temperature and buoyancy frequency (N^2), explaining the succession and spatial distribution of species in the *Aphanizomenon* genera through summer and autumn. During the stratified period and before september, these species occupied metalimnetic waters, above a deeper layer of *P. agardhii* that dominated in the nutrient richer hypolimnetic water (DP and DN). The most important variables related to bloom in lake Bromont were turbulence as measured by the Lake Number, solar radiation, wind speed one day prior and precipitation.

4.7 Bibliography

- Beutler, M. K. H. Wiltshire, B. Meyer, *et al.* 2002. « Afluorometric method for the differentiation of algal populations *in vivo* and *in situ* ». *Photosynthesis Research*, vol. 72, p. 39-53.
- Bostrom Bengt, Jens M. Andersen, Siegfried Fleischer and Mats Jansson. 1988. «Exchange of phosphorus across the sediment – water interface». *Hydrobiologia*, vol. 170, p. 229-244
- De Nobel, W. T. (Pim), Jacky L. Snoep, Hans V. Westerhoff and Luuc R. Mur. 1997a. « Interaction of nitrogen fixation and phosphorus limitation in *Aphanizomenon flos-aquae* (cyanophyceae) ». *Journal of Phycology*, vol. 33, p. 794-799.
- De Nobel, W. T. (Pim), Jef Huisman, Jacky L. Snoep and Luuc R. Mur. 1997b. « Competition for phosphorus between the nitrogen-fixing cyanobacteria *Anabaena* and *Aphanizomenon* ». *FEMS Microbiology Ecology*, vol. 24, p. 259-267.
- Dokulil, Martin T., and Katrin Teubner. 2000. « Cyanobacterial dominance in lakes ». *Hydrobiologia*, vol. 438, p. 1-12.
- Environnement-Canada. 2008. Canadian climate data (www.ec.gc.ca).
- Imberger, J., and J. C. Patterson. 1990. «Mixed layer dynamics in a lake exposed to a spatially variable wind field». *Limnology and Oceanography*, vol. 30, p. 473-488.
- Johnk, Klaus D., Jef Huisman, Jonathan Sharples, Ben Sommeijer, Petra M. Visser and Jasper M. Stroom. 2008. «Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria». *Global Change Biology*, vol. 14, p. 495-512.
- Klausmeier, Christopher A., and Elena Litchman. 2001. « Algal games : The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns ». *Limnology and Oceanography*, vol. 46, p. 1998-2007.
- Konapka, Allan. 1989. « Metalimnetic cyanobacteria in hard water lakes: buoyancy regulation and physiological state». *Limnology and Oceanography*, vol. 34, p. 1174-1184.
- Laamanen, M. J. 1997. « Environmental factors affecting the occurrence of different morphological forms of cyanoprobkaryotes in the northern Baltic Sea ». *Journal of Plankton Research*, vol. 19, p. 1385-1403.

- Legendre, Pierre, and Eugene D. Gallagher. 2001. « Ecologically meaningful transformations for ordination of species data ». *Oecologia*, vol. 129, p. 271-280.
- Longhi, Maria Lorena and Beatrix E. Beisner. 2009. « Environmental factors controlling the vertical distribution of phytoplankton in lakes ». *Journal of Plankton Research*, vol. 31, p. 1195-1207.
- Lund, J. W. G., C. Kipling, and E. D. Le Cren. 1958. « The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting ». *Hydrobiologia*, vol. 11, p. 1573-5117.
- MacIntyre, Sally, José R. Romero and George W. Kling. 2002. « Spatial-temporal variability in surface layer deepening and lateral advection in an embayment of lake Victoria, East Africa ». *Limnology and Oceanography*, vol. 47, p. 656-671.
- Marti, Clelia Luisa, and Jorg Imberger. 2008. « Exchange between littoral and pelagic waters in a stratified lake due to wind-induced motions: lake Kinneret, Israel ». *Hydrobiologia*, vol. 603, p. 25-51.
- McMeekin, Kathleen. 2009. « Le bilan de phosphore du lac Bromont : vers l'identification des activités humaines causant les blooms de cyanobactéries » Mémoire présenté à la Faculté des Sciences, Université du Québec à Montréal, Montréal, p. 0-85.
- Morris, A. W., and J. P. Riley. 1963. « The determination of nitrate in seawater ». *Analytica Chimica Acta*, vol. 29, p. 272-279.
- Murphy, J., and J. P. Riley. 1962. « A modified single solution for the determination of phosphate in natural waters ». *Analytica Chimica Acta*, vol. 27, p. 31-36.
- Nixdorf, Brigitte, Ute Mischke and Jacqueline Rucker. 2003. « Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales ». *Hydrobiologia*, vol. 502, p. 111 – 121.
- Oberhaus, L., J. F. Briand, C. Leboulanger, S. Jacquet and J. F. Humbert. 2007. « Comparative effects of the quality and quantity of light and temperature on the growth of *Planktothrix agardhii* and *P. rubescens* ». *Journal of Phycology*, vol. 43, p. 1191-1199.
- Oliver, Roderick Lewis. 1994. « Floating and sinking in gas-vacuolate cyanobacteria ». *Journal of Phycology*, vol. 30, p. 161-173.

- Oliver, Roderick Lewis and George Grinnell Ganf. 2000. «Freshwater blooms». Chapter 6 of *The ecology of Cyanobacteria*, B. A. Whitton and M. Potts (eds). *Kluwer Academic Publishers*, p. 149-194.
- Pannard, Alexandrine, Beatrix E. Beisner, David F. Bird and Dolores Planas. «Vertical internal modes in a small lake: ecological consequences for metalimnetic phytoplankton populations». Submitted
- Reynolds, Colin S., Roderick Lewis Oliver and Anthony E. Walsby. 1987. «Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environments ». *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 21, p. 379-390.
- Reynolds, Colin S., Vera Huszar, Carla Kruk, Luigi Naselli-Flores and Sergio Melo. 2002. «Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton ». *Journal of Plankton Research*, vol. 24, p. 417-428.
- Robarts, Richard D., and Tamar Zohary. 1987. «Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria». *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 21, p. 391-399.
- Schindler, David W., Suzanne E. Bayley and Brian R. Parkes. 1996. «The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the experimental lakes area northwestern Ontario». *Limnology and Oceanography*, vol. 41, p. 1004-1017.
- Scully, N. M., P. R. Leavitt and S. R. Carpenter. 2000. «Century-long effects of forest harvest on the physical structure and autotrophic community of small temperate lake». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 50-59.
- Stainton, M. P., M. J. Capel and F. A. J. Armstrong. 1974. «The chemical analysis of freshwater ». *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada Miscellaneous Special Publication*, vol. 25, Ottawa, p. 125.
- Steedman, H. F. 1976. «General and applied data on formaldehyde fixation of marine zooplankton». p. 103-154. In H. F. Steedman (ed.), *Zooplankton fixation and preservation*. The UNESCO Press. Paris.
- Suttle, C. A., and P. J. Harrison. 1980. «Ammonium and phosphate uptake rates, N:P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lake». *Limnology and Oceanography*, vol. 33, p. 186-202.

- ter Braak, C. J. F. 1990. «Update notes: CANOCO version 3.10». Agricultural Mathematics Group, Wageningen, The Netherlands.
- Thorpe, S. A., and R. Jiang. 1998. «Estimating internal waves and diapycnal mixing from conventional mooring data in a lake». *Limnology and Oceanography*, vol. 43, p. 936-945.
- van Lieere, Louis, Luuc R. Mur, Chris E. Gibson, and Michael Herdman. 1979. «Growth and physiology of *Oscillatoria agardhii* Gomont cultivated in continuous culture with a light-dark cycle». *Archives of Microbiology*, vol. 123, p. 315-318.
- Walsby, Anthony. 2005. «Stratification by cyanobacteria in lakes: a dynamic buoyancy model indicates size limitations met by *Planktothrix rubescens* filaments». *New Phytologist*, vol. 168, p. 365-376.
- Wetzel, Robert, G. 2006. «Limnology, lakes and rivers ecosystems ». 3rd ed. Elsevier, Academic Press. California. Pp. 1006.
- Zevenboom, Wanda, Abraham Bij de Vaate and Luuc R. Mur. 1982. «Assessment of factors limiting growth rate of *Oscillatoria agardhii* in hypertrophic lake Wolderwijd, 1978, by use of physiological indicators». *Limnology and Oceanography*, vol. 27, p. 39-52.

CONCLUSION

La conclusion générale de ce mémoire présente un retour sur les objectifs des travaux réalisés, les conclusions des chapitres III et IV, un aperçu des points à améliorer pour bonifier les travaux futurs et l'évaluation des acquis.

En réalisant ce travail, nous nous sommes rendu compte que certains résultats n'étaient pas en accord avec la littérature ou encore qu'il était difficile de les interpréter selon l'état des connaissances actuelles. Ces différences peuvent provenir du fait que très souvent les études ne considèrent pas les différences physiologiques entre les espèces de cyanobactéries. Pour une ressource telle le phosphore ou la lumière, les vitesses d'assimilation ou les niveaux de tolérance peuvent parfois être en opposition, et ce pour plusieurs espèces appartenant à un même genre. La composition spécifique variable au cours de la saison de croissance pourrait expliquer en partie les différences de réponses observées (recrutement, distribution spatiale, dominance et formation d'efflorescence) pour les facteurs mesurés (température, profondeur, nutriments, turbulence, radiations solaires, précipitation, etc.).

5.1 Conclusions du chapitre III

L'objectif principal du chapitre III était de comprendre l'importance du recrutement des akinètes des Nostocales. Pour ce faire, nous avons formulé des objectifs spécifiques qui ont été atteints au cours de ces travaux. Le premier objectif était de déterminer quelles variables environnementales (la turbulence, la température, l'intensité de la lumière et les nutriments) influencent le recrutement des akinètes provenant de l'interface eau-sédiment. Nos résultats ont permis de

déterminer que les akinètes peuvent être recrutés, mais qu'ils peuvent aussi germer à l'interface eau-sédiment puisque nous avons trouvé des cellules végétatives dans le premier centimètre de sédiment duquel s'effectue le recrutement. Les variables qui influencent le recrutement des akinètes sont l'augmentation de l'intensité lumineuse chez *Anabaena*, alors que pour *Aphanizomenon*, c'est l'augmentation des concentrations de DP et DN.

Le deuxième objectif était de déterminer s'il y avait une différence d'abondance et de recrutement d'akinètes entre la zone littorale et la zone pélagique. Nos résultats montrent que le recrutement des cellules végétatives est semblable entre la zone littorale et la zone pélagique pour *Anabaena* et *Aphanizomenon*, mais pour ce qui est des akinètes, le recrutement est plus important dans la zone littorale pour *Anabaena*. En ce qui a trait à l'accumulation des akinètes dans les sédiments, il ne semble pas y avoir de différence entre la zone littorale et la zone pélagique pour *Anabaena* spp et *Aphanizomenon* spp.

Le troisième objectif était d'identifier parmi les variables considérées, celles qui influencent la formation des akinètes sur les filaments matures. Celles qui influencent positivement la production d'akinètes chez *Ap. flos-aquae*, *An. flos-aquae*, *Ap. flexuosum* et *Ap. gracile* sont la diminution de la température et l'augmentation de la concentration des NO_x dissous. L'augmentation de l'abondance d'akinètes d'*An. spiroides* dans la colonne d'eau est influencée de manière positive par la température, le DP et le L_N . Chez *An. solitaria*, l'augmentation des concentrations en DN et NO_x une semaine précédant l'échantillonnage, l'augmentation de la lumière, le mélange de la colonne d'eau et la diminution de la concentration en DP entraînent l'augmentation de l'abondance des akinètes sur les filaments dans la colonne d'eau. La sédimentation des akinètes d'*Aphanizomenon* est influencée par la décroissance de la lumière.

5.2 Conclusions du chapitre IV

L'objectif principal du chapitre IV était de déterminer l'importance des variables environnementales (turbulence, température, intensité lumineuse et nutriments) sur la distribution spatio-temporelle des cyanobactéries dans la colonne d'eau. Les quatre objectifs avancés pour baliser les travaux de recherche dans le chapitre IV ont été atteints. Le premier objectif était de vérifier l'évolution de la distribution spatiale des cyanobactéries entre le littoral et la zone pélagique. Nos résultats nous ont permis de démontrer que dans un petit lac avec peu de nutriments dans la zone de mélange, les cyanobactéries sont distribuées de manière hétérogène dans la colonne d'eau. Elles présentent une stratification verticale et une succession saisonnière, mais la composition des espèces tend à être similaire entre le littoral et l'épilimnion de la zone pélagique. L'abondance maximale des cyanobactéries se situe au niveau du métalimnion et de l'hypolimnion tout au long de l'été.

Le deuxième objectif était de déterminer les variables environnementales qui influencent l'abondance des cyanobactéries à chaque site. La distribution des cyanobactéries est fonction de la turbulence, de la lumière et des éléments nutritifs. La lumière et la température favorisent la dominance des espèces d'*Anabaena* dans les couches d'eau superficielles. Les espèces d'*Aphanizomenon* sont influencées par d'autres variables. Ainsi, la distribution d'*Ap. flexuosum* est influencée par la lumière alors que *Ap. flos-aquae* et *Ap. gracile* sont influencés par la température et la fréquence de flottabilité (N^2). Pour le genre *Aphanizomenon*, il y a une succession des espèces au cours de l'été et l'automne. Les espèces d'*Aphanizomenon* se retrouvent particulièrement dans le métalimnion au dessus de *P. agardhii*. Mais à la fin de l'été après le mélange des eaux, *P. agardhii* disparaît de la colonne d'eau et c'est *Ap. flos-aquae* qui domine dans toute la colonne d'eau.

Le troisième objectif était de déterminer les variables qui expliquent la structure verticale et la coexistence des espèces de cyanobactéries à une strate donnée. Nous observons une évolution verticale et temporelle de l'abondance des espèces de cyanobactéries durant la période libre de glace. Cette structure hétérogène peut être attribuée à la présence de gradients de ressources (nutriments et lumière) et également de gradients ayant un impact sur les deux premières ressources comme la turbulence et les ondes internes. Cette disparité dans la distribution des ressources essentielles pour leur croissance suggère qu'il y a différentes niches dans la colonne d'eau.

Finalement, le quatrième objectif était d'identifier les variables qui influencent la formation d'efflorescence. Les résultats ont permis d'évaluer les causes de la formation des efflorescences de cyanobactéries dans un lac mésotrophe avec un épilimnion très pauvre en éléments nutritifs. Nos résultats suggèrent que les variables les plus importantes pour prédire une efflorescence au lac Bromont sont la turbulence produite par les ondes internes mesurées via le «Lake Number», l'intensité des radiations solaires, la vitesse du vent un jour avant l'observation de l'efflorescence et les précipitations. Il serait intéressant d'étendre les observations à d'autres lacs ayant de faibles concentrations de nutriments dans l'épilimnion afin de pouvoir généraliser le modèle.

5.3 Suggestions pour des études futures

Au cours des réflexions qui ont guidé la démarche de ce travail, nous avons découvert plusieurs points qui pourraient être améliorées lors des travaux futurs. Pour le recrutement, afin de donner un peu plus de poids aux analyses statistiques, il faudrait augmenter le nombre de réplicat par profondeur échantillonnée afin de réduire l'influence de la variabilité spatiale des dépôts d'akinètes et de cyanobactéries au niveau des sédiments. Nous sommes tout de même conscients de l'effort

d'observation au microscope qui est demandé. À ce moment, la période d'échantillonnage pourrait être plus ciblée sur une période plus courte plutôt que de couvrir une vaste étendue de temps avec un pas d'échantillonnage élevé. De plus, pour voir les effets de processus très rapides (la physico-chimie au niveau de l'interface eau-sédiment et l'évolution des ondes internes) sur le recrutement et la présence en surface (efflorescence) de la biomasse métalimnétique, il faut que la fréquence d'échantillonnage soit beaucoup plus courte. Une fréquence hebdomadaire ne nous a pas permis de vérifier directement l'effet des ondes internes. Cependant, nous avons pu exploiter un indice (N^2) pour la turbulence, la fréquence de flottabilité. Il serait aussi intéressant d'observer le mouvement journalier des cyanobactéries dans la colonne d'eau et les variations des nutriments entre le jour et la nuit. Les échantillons ont été récoltés en fin d'avant-midi et au début de l'après-midi quand le soleil est à son zénith.

Également, le transport horizontal au niveau des pièges de recrutement pourrait générer un biais dans la quantification du taux de recrutement. Il faut l'évaluer afin de réduire ce biais.

Les travaux tels que réalisés ne nous permettent pas de déterminer l'état de germination des akinètes recrutés et d'affirmer sans le moindre doute que la germination n'a lieu qu'au niveau des sédiments. Également, le nombre d'akinètes capté grâce aux pièges de recrutement est tout de même faible par rapport aux cellules végétatives. Des questions persistent : le début de la germination a-t-elle lieu avant l'hiver ou au printemps; une période de dormance variable selon les espèces est-elle nécessaire pour induire la germination; les akinètes sont-ils la forme exclusive pour le maintien des populations de *Nostoc* ou les cellules végétatives peuvent à court terme contribuer à la pérennité d'une année à l'autre? Quand les akinètes sont formés, le photosystème II devient inactif, donc des mesures faites sur la réactivation

de ce photosystème permettraient sûrement d'éclaircir quelques points sur la germination.

5.4 Compétences acquises

Afin de faire une synthèse sur mon cheminement scolaire, je vais maintenant traiter des compétences scientifiques et professionnelles que j'ai développées lors de ma maîtrise et de la rédaction du mémoire comme exigence partielle de la maîtrise en biologie de l'Université du Québec à Montréal. L'une des compétences acquises est d'être capable de réaliser un projet de recherche scientifique, de petite envergure, en passant par plusieurs étapes très formatrices. Ces étapes constituent également des compétences telles que développer un processus de réflexion face à une problématique, déterminer des objectifs, organiser, planifier et gérer un échantillonnage, analyser des résultats et engager un processus de réflexion raisonnée sur leur interprétation. J'ai approfondi mes connaissances en biologie, en analyse de données scientifiques et grâce à toutes les communications scientifiques que j'ai réalisées (congrès scientifiques et présentations pour le grand public), j'ai pu développer mes compétences d'oratrice et de vulgarisatrice scientifique. Mon projet m'a aussi permis de développer la compétence de travailler en collaboration. Cela m'a permis de faire un stage de deux mois en France à l'Université de Rennes 1. Je vais appliquer toutes ces compétences dans ma vie professionnelle.

BIBLIOGRAPHIE

- Adams, David G., et Paula S. Duggan. 1999. « Heterocyst and akinete differentiation in cyanobacteria ». *New Phycologist*, vol. 144, p. 3-33.
- Anagnostidis, K. et J Komarek. 1988. «Modern approach to the classification system of cyanophytes 3 – Oscillatoriales». *Archiv fur Hydrobiologie (Algological Studies)*, vol. 50-53, p. 327-472.
- Baker, Peter D., et Daniel Bellifemine. 2000. « Environmental influences on akinete germination of *Anabaena circinalis* and implications for management of cyanobacterial blooms ». *Hydrobiologia*, vol. 427, p. 65-73.
- Barbiero, Richard P., et Jacob Kann. 1994. « The importance of benthic recruitment to the population development of *Aphanizomenon flos-aquae* and internal loading in a shallow lake ». *Journal of Plankton Research*, vol. 16, p. 1581-1588.
- Barbiero, Richard P. et E. B. Welch. 1992. « Contribution of benthic blue-green algal recruitment to lake populations and phosphorus translocation ». *Freshwater Biology*, vol. 27, p. 249-260.
- Beutler, M., K. H. Wiltshire, B. Meyer, *et al.* 2002. « Afluorometric method for the differentiation of algal populations *in vivo* and *in situ* ». *Photosynthesis Research*, vol. 72, p. 39-53.
- Bostrom Bengt, Jens M. Andersen, Siegfried Fleischer et Mats Jansson. 1988. « Exchange of phosphorus across the sediment – water interface ». *Hydrobiologia*, vol. 170, p. 229-244
- Bostrom, Bengt, Anna-Kristina Pettersson et Ingemar Ahlgren. 1989. « Seasonal dynamics of a cyanobacteria-dominated microbial community in surface sediments of a shallow eutrophic lake ». *Aquatic Sciences*, vol. 51, p. 153-178.
- Braune, W. 1979. « C-phycocyanin - the main photoreceptor in the light dependent germination process of *Anabaena* akinetes ». *Archives of Microbiology*, vol. 122, p. 289-295.

- Chauvat, F. B. Corre, M. Herdman. Et F. Joset-Espardellier. 1982. « Energetic and metabolic requirements for the germination of akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524 ». *Archives of Microbiology*, vol. 133, p. 44-49.
- Cmiech, Helena A., Colin S. Reynolds et Gordon F. Leedale. 1984. « Seasonal periodicity, heterocyst differentiation and sporulation of planktonic cyanophyceae in a shallow lake, with special reference to *Anabaena solitaria* ». *European Journal of Phycology*, vol. 19, p. 245-257.
- Cmiech, Helena A., Gordon Leedale et Colin S. Reynolds. 1988. « Morphological and ultrastructural variability of planktonic cyanophyceae in relation to seasonal periodicity. IV. *Aphanizomenon flos-aquae* : vegetative cells, heterocysts, akinetes ». *European Journal of Phycology*, vol. 23, p. 239-250.
- Codd, Geoffrey A. 2000. « Cyanobacterial toxins, the perception of water quality, and the prioritisation of eutrophication control ». *Ecological Engineering*, vol. 16, p. 51-60.
- De Nobel, W. T. (Pim), Jacky L. Snoep, Hans V. Westerhoff et Luuc R. Mur. 1997a. « Interaction of nitrogen fixation and phosphorus limitation in *Aphanizomenon flos-aquae* (cyanophyceae) ». *Journal of Phycology*, vol. 33, p. 794-799.
- De Nobel, W. T. (Pim), Jef Huisman, Jacky L. Snoep et Luuc R. Mur. 1997b. « Competition for phosphorus between the nitrogen-fixing cyanobacteria *Anabaena* and *Aphanizomenon* ». *FEMS Microbiology Ecology*, vol. 24, p. 259-267.
- Dokulil, Martin T., et Katrin Teubner. 2000. « Cyanobacterial dominance in lakes ». *Hydrobiologia*, vol. 438, p. 1-12.
- Environnement-Canada. 2008. Service climatologique canadien, Canadian climate data (www.ec.gc.ca).
- Fortin, David. 2002. « Développement postglaciaire du marais riverain du lac Bromont et examen critique de la method de detection des changements de niveaux d'eau ». Mémoire présenté à la Faculté des arts et des sciences, Département de Géographie, Université de Montréal, Montréal, p. 0-63.
- Gladyshev, M. I., V. I. Kolmakov, E. S. Kravchuk, G. S. Kalacheva, A. A. Kolmakova, I. V. Gribovskaya, A. V. Moskvicheva, M. Yu Trusova, M. D. Zhilenkov, et O. N. Makhutova. 2001. « Germination of cyanobacterial akinetes from bottom deposits in water from blooming and nonblooming ponds under experimental conditions ». *Doklady Biological Sciences*, vol. 378, p. 236-239. Translate from *Doklady Akademii Nauk*, vol. 378, p. 134-137.

- Gloor, M. A. Wuest et M. Munnich. 1994. « Benthic boundary mixing and resuspension induced by internal seiches ». *Hydrobiologia*, vol. 284, p. 59-68.
- Halstvedt, Camilla, Blikstad, Thomas Rohrlack, Tom Andersen, Olav Skulberg et Bente Edvardsen. 2007. « Seasonal dynamics and depth distribution of *Planktothrix* spp. in Lake Steinsfjorden (Norway) related to environmental factors ». *Journal of Plankton Research*, vol. 29, p. 471-482.
- Haney, James F. 1987. « Field studies on zooplankton-cyanobacteria interactions ». *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 21, p. 467-475.
- Hansson, Lars-Anders. 1993. « Factors initiating algal life-form shift from sediment to water ». *Oecologia*, vol. 94, p. 286-294.
- Hansson, Lars-Anders. 1996. « Algal recruitment from lake sediments in relation to grazing, sinking, and dominance patterns in the phytoplankton community ». *Limnology and Oceanography*, vol. 41, p. 1312-1323.
- Hansson, Lars-Anders, et Christian Brönmark. 2005. « The biology of lakes and ponds ». Éd. Oxfors University Press. Oxford. 285 pp.
- Head, R. M., R. I. Jones et A. E. Bailey-Watts. 1999. « An assessment of the influence of recruitment from the sediment on the development of planktonic populations of cyanobacteria in a temperate mesotrophic lake ». *Freshwater Biology*, vol. 41, p. 759-769.
- Hense, Inga, et Aike Beckmann. 2006. « Towards a model of cyanobacteria life cycle—effects of growing and resting stages on bloom formation of N₂-fixing species ». *Ecological Modelling*, vol. 195, p. 205-218.
- Imberger, J., et J. C. Patterson. 1990. « Mixed layer dynamics in a lake exposed to a spatially variable wind field ». *Limnology and Oceanography*, vol. 30, p. 473-488.
- Johnk, Klaus D., Jef Huisman, Jonathan Sharples, Ben Sommeijer, Petra M. Visser et Jasper M. Stroom. 2008. « Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria ». *Global Change Biology*, vol. 14, p. 495-512.
- Jones, Roger I. 1979. « Notes on the growth and sporulation of a natural population of *Aphanizomenon flos-aquae* ». *Hydrobiologia*, vol. 62, p. 55-58.
- Karlsson, Irene. 2003. « Benthic growth of *Gloeotrichia echinulata* cyanobacteria ». *Hydrobiologia*, vol. 506-509, p. 189-193.

- Karlsson-Elfgren, Irene, et Anna-Kristina Brunberg. 2004. « The importance of shallow sediments in the recruitment of *Anabaena* and *Aphanizomenon* (cyanophyceae) ». *Journal of Phycology*, vol. 40, p. 831-836.
- Kezhi, Bai, Wu Guoliang et Cui Cheng. 1985. « Studies on the mechanism of light-dependent germination of akinetes of blue-green algae ». *Hydrobiologia*, vol. 123, p. 89-91.
- Kim, B. H., W. S Lee, Y.-O. Kim, H.-O. Lee et M.-S. Han. 2005. « Relationship between akinete germination and vegetative population of *Anabaena flos-aquae* (Nostocales, Cyanobacteria) in Seokchon reservoir (Seoul, Korea) ». *Archives of Hydrobiology*, vol. 163, p. 49-64.
- Klausmeier, Christopher A., et Elena Litchman. 2001. « Algal games : The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns ». *Limnology and Oceanography*, vol. 46, p. 1998-2007.
- Komarek, J. et K. Anagnostidis. 1989. « Modern approach to the classification system of cyanophytes 4 – Nostocales ». *Archiv fur Mikrobiologie (Algological Studies)*, vol. 82, p. 247-345.
- Konapka, Allan. 1989. « Metalimnetic cyanobacteria in hard water lakes: buoyancy regulation and physiological state ». *Limnology and Oceanography*, vol. 34, p. 1174-1184.
- Kovacs, Attila W., Eszter Koncz et Lajos Voros. 2003. « Akinete abundance of N₂-fixing cyanobacteria in sediment of lake Balaton (Hungary) ». *Hydrobiologia*, vol. 506-509, p. 181-188.
- Kravchuk, E. S., Ivanova, E. A. et Gladyshev, M. I. 2002. « Seasonal dynamics of the numbers of *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Breb. akinetes in the surface layer of bottom sediments and bulk water ». *Doklady Biological Sciences*, vol. 384, p. 233-234.
- Laamanen, M. J. 1997. « Environmental factors affecting the occurrence of different morphological forms of cyanoprokaryotes in the northern Baltic Sea ». *Journal of Plankton Research*, vol. 19, p. 1385-1403.
- Latour, Delphine, et Hervé Giraudet. 2004. « Factors influencing the spatio-temporal distribution of benthic *Microcystis aeruginosa* colonies (Cyanobacteria) in the hypertrophic Grangent Reservoir (Loire, France) ». *Comptes Rendus Biologies*, vol. 327, p. 753-761.

- Legendre, Pierre, et Eugene D. Gallagher. 2001. « Ecologically meaningful transformations for ordination of species data ». *Oecologia*, vol. 129, p. 271-280.
- Lemmin, U. 1995. « Limnologie physique ». Dans : *Limnologie générale*, ed. R. Pourriot et M. Meybeck. Paris, 956 pp.
- Li, Renhui, Masayuki Watanabe et Makoto M. Watanabe. 1997. « Akinete formation in planktonic *Anabaena* spp (Cyanobacteria) by treatment with low temperature ». *Journal of Phycology*, vol. 33, p. 576-584.
- Livingstone, David, et G. H. M. Jaworski. 1980. « The viability of akinetes of blue-green algae recovered from the sediments of Rostherne Mere ». *European Journal of Phycology*, vol. 15, p. 357-364.
- Longhi, Maria Lorena et Beatrix E. Beisner. 2009. « Environmental factors controlling the vertical distribution of phytoplankton in lakes ». *Journal of Plankton Research*, vol. 31, p. 1195-1207.
- Lund, J. W. G., C. Kipling, et E. D. Le Cren. 1958. « The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting ». *Hydrobiologia*, vol. 11, p. 1573-5117.
- MacIntyre, Sally, Kevin M. Flynn, Robert Jellison et José R. Romero. 1999. « Boundary mixing and nutrient fluxes in Mono lake, California ». *Limnology and Oceanography*, vol. 44, p. 512-529.
- MacIntyre, Sally, José R. Romero et George W. Kling. 2002. « Spatial-temporal variability in surface layer deepening and lateral advection in an embayment of lake Victoria, East Africa ». *Limnology and Oceanography*, vol. 47, p. 656-671.
- Marti, Clelia Luisa, et Jorg Imberger. 2006. « Dynamics of the benthic boundary layer in a strongly forced stratified lake ». *Hydrobiologia*, vol. 568, p. 217-233.
- Marti, Clelia Luisa, et Jorg Imberger. 2008. « Exchange between littoral and pelagic waters in a stratified lake due to wind-induced motions: lake Kinneret, Israel ». *Hydrobiologia*, vol. 603, p. 25-51.
- McMeekin, Kathleen. 2009. « Le bilan de phosphore du lac Bromont : vers l'identification des activités humaines causant les blooms de cyanobactéries » Mémoire présenté à la Faculté des Sciences, Université du Québec à Montréal, Montréal p. 0-85.

- Miller, Marcia Madsen, et Norma Lang. 1968. «The fine structure of akinete formation and germination in *Cylindrospermum* ». *Archiv fur Mikrobiologie*, vol. 60, p. 303-313.
- Morris, A. W., et J. P. Riley. 1963. «The determination of nitrate in seawater ». *Analytica Chimica Acta*, vol. 29, p. 272-279.
- Murphy, J., et J. P. Riley. 1962. «A modified single solution for the determination of phosphate in natural waters ». *Analytica Chimica Acta*, vol. 27, p. 31-36.
- Nixdorf, Brigitte, Ute Mischke et Jacqueline Rucker. 2003. «Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales». *Hydrobiologia*, vol. 502, p. 111-121.
- Nusch, E. A. 1980. «Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination ». *Archives of Hydrobiological Beih Ergebn Limnological*, vol. 14, p. 14-36.
- Oberhaus, L., J. F. Briand, C. Leboulanger, S. Jacquet et J. F. Humbert. 2007. «Comparative effects of the quality and quantity of light and temperature on the growth of *Planktothrix agardhii* and *P. rubescens* ». *Journal of Phycology*, vol. 43, p. 1191-1199.
- Oliver, Roderick Lewis. 1994. «Floating and sinking in gas-vacuolate cyanobacteria ». *Journal of Phycology*, vol. 30, p. 161-173.
- Oliver, Roderick Lewis et George Grinnell Ganf. 2000. «Freshwater blooms». Chapitre 6 du livre: *The ecology of Cyanobacteria* par B. A. Whitton and M. Potts (eds). *Kluwer Academic Publishers*, p. 149-194.
- Paerl, H. W. 1988. «Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine, and inland waters ». *Limnology and Oceanography*, vol. 33, p. 823-847.
- Pannard, Alexandrine, Beatrix E. Beisner, David F. Bird et Dolors Planas. «Vertical internal modes in a small lake: ecological consequences for metalimnetic phytoplankton populations». Submitted
- Poulickova, Aloisie, Petr Hasler et Miloslav Kitner. 2004. «Annual cycle of *Planktothrix agardhii* (GOM.) ANAGN. & KOM. nature population ». *International Review of Hydrobiology*, vol. 89, p. 278-288.

- Rai, A. N., V. V. Rao et H. N. Singh. 1988. « Metabolic changes associated with akinete germination in the cyanobacterium *Anabaena doliolum* ». *New Phycologist*, vol. 109, p. 133-138.
- Rengefors, K., S. Gustafsson et Annika Stahl-Delbanco. 2004. « Factors regulating the recruitment of cyanobacterial and eukaryotic phytoplankton from littoral and profundal sediments ». *Aquatic Microbial Ecology*, vol. 36, p. 213-226.
- Reynolds, Colin S. 1971. « The ecology of the planktonic blue-green algae in the north Shropshire meres, England ». *Fld Stud.*, vol. 3, p. 409-432.
- Reynolds, Colin S. 1972. « Growth, gas vacuolation and buoyancy in a natural population of a planktonic blue-green alga ». *Freshwater Biology*, vol. 2, p. 87-106.
- Reynolds, Colin S. 2006. « Ecology of Phytoplankton ». Ed. Cambridge University Press. United Kingdom. 535 pp.
- Reynolds, Colin S., G. H. M. Jaworski, H. A. Cmiech et G. F. Leedale. 1981. « On the annual cycle of the blue-green alga *Microcystis aeruginosa* Kutz. Emend. Elenkin ». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, vol. 293, p. 419-477.
- Reynolds, Colin S., Roderick Lewis Oliver et Anthony E. Walsby. 1987. « Cyanobacterial dominance: the role of buoyancy regulation in dynamic lake environments ». *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 21, p. 379-390.
- Reynolds, Colin S., Vera Huszar, Carla Kruk, Luigi Naselli-Flores et Sergio Melo. 2002. « Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton ». *Journal of Plankton Research*, vol. 24, p. 417-428.
- Robarts, Richard D., et Tamar Zohary. 1987. « Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria ». *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, vol. 21, p. 391-399.
- Rother, J. A. et Peter Fay. 1977. « Sporulation and the development of planktonic blue-green algae in two Salopian Meres ». *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, vol. 196, p. 317-332.
- Rother, J. A., et Peter Fay. 1979. « Blue-green algal growth and sporulation in response to simulated surface bloom conditions ». *European Journal of Phycology*, vol. 14, p. 59-68.

- Sartory, D. P., et J. U. Großelaar. 1984. «Extraction of chlorophyll a from freshwater phytoplankton for spectrophotometric analysis». *Hydrobiologia*, vol. 114, p. 177-187.
- Schindler, David W., Suzanne E. Bayley et Brian R. Parkes. 1996. «The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the experimental lakes area northwestern Ontario». *Limnology and Oceanography*, vol. 41, p. 1004-1017.
- Scully, N. M., P. R. Leavitt et S. R. Carpenter. 2000. «Century-long effects of forest harvest on the physical structure and autotrophic community of small temperate lake». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 57, p. 50-59.
- Stahl-Delbanco, Annika, et Lars-Anders Hansson. 2002. «Effets of bioturbation on recruitment algal cells from the «seed-bank» of lake sediments». *Limnology and Oceanography*, vol. 47, p. 1836-1843.
- Stahl-Delbanco, Annika, Lars-Anders Hansson et Mykael Gyllstrom. 2003. «Recruitment of resting stages may induce blooms of *Microcystis* at low N:P ratios». *Journal of Plankton Research*, vol. 25, p. 1099-1106.
- Stainton, M. P., M. J. Capel et F. A. J. Armstrong. 1974. «The chemical analysis of freshwater». *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada Miscellaneous Special Publication*, vol. 25, Ottawa, p. 125.
- Steedman, H. F. 1976. «General and applied data on formaldehyde fixation of marine zooplankton». p. 103-154. In H. F. Steedman (ed.), *Zooplankton fixation and preservation*. The UNESCO Press. Paris
- Sutherland, Joan M., Michael Herdman et William D. P. Steward. 1985. «Akinetes of the cyanobacterium *Nostoc* PCC 7524: morphological changes during synchronous germination». *Archives of Microbiology*, vol. 142, p.269-274.
- Suttle, C. A., et P. J. Harrison. 1980. «Ammonium and phosphate uptake rates, N:P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lake». *Limnology and Oceanography*, vol. 33, p. 186-202.
- Tan, Xiao, Fan-xiang Kong, Huan-sheng Cao, Yang Yu et Min Zhang. 2008. «Recruitment of bloom-forming cyanobacteria and its driving factors». *African Journal of Biotechnology*, vol. 7, p. 4726-4731.
- ter Braak, C. J. F. 1990. «Update notes: CANOCO version 3.10». Agricultural Mathematics Group, Wageningen, The Netherlands.

- Thorpe, S. A., et R. Jiang. 1998. «Estimating internal waves and diapycnal mixing from conventional mooring data in a lake». *Limnology and Oceanography*, vol. 43, p. 936-945.
- Trimbee, Annette M., et G. P. Harris. 1984. « Phytoplankton population dynamics of a small reservoir : use of sedimentation traps to quantify the loss of diatoms and recruitment of summer bloom-forming blue-green algae». *Journal of Plankton Research*, vol.6, p. 897-918.
- Tsujimura, Shigeo. 2004. «Reduction of germination frequency in *Anabaena* akinetes by sediment drying : a possible method by which to inhibit bloom formation». *Water Research*, vol. 38, p. 4361-4366.
- Tsujimura, Shigeo, et Okubo, Takuya. 2003. « Development of *Anabaena* blooms in a small reservoir with dense sediment akinete population, with special reference to temperature and irradiance ». *Journal of Plankton Research*, vol. 25, p. 1059-1067.
- van Dok, Wendy, et Barry T. Hart. 1996. « Akinete differentiation in *Anabaena circinalis* (cyanophyta) ». *Journal of Phycology*, vol. 32, p. 557-565.
- van Liere, Louis, Luuc R. Mur, Chris E. Gibson et Michael Herdman. 1979. «Growth and physiology of *Oscillatoria agardhii* Gomont cultivated in continuous culture with a light-dark cycle ». *Archives of Microbiology*, vol. 123, p. 315-318.
- Verspagen, Jolanda M., H., Eveline O. F. M. Snelder, Petra M. Visser, Jef Huisman, Luuk R. Mur et Bas W. Ibelings. 2004. «Recruitment of benthic *Microcystis* (Cyanophyceae) to the water column: internal buoyancy changes or resuspension?». *Journal of Phycology*, vol. 40, p. 260-270.
- Verspagen, Jolanda M., H., Eveline O. F. M. Snelder, Petra M. Visser, Klaus D. Jöhnk, Bas W. Ibelings, Luuc R. Mur et Jef Huisman. 2005. « Benthic-pelagic coupling in the population dynamics of the harmful cyanobacterium *Microcystis* ». *Freshwater Biology*, vol. 50, p. 854-867.
- Walsby, Anthony E. 1973. « A portable apparatus for measuring relative gas vacuolation, the strength of gas vacuoles, and turgor pressure in planktonic blue-green algae and bacteria ». *Limnology and Oceanography*, vol. 18, p. 653-658.
- Walsby, Anthony. 2005. «Stratification by cyanobacteria in lakes: a dynamic buoyancy model indicates size limitations met by *Planktothrix rubescens* filaments». *New Phytologist*, vol. 168, p. 365-376.

- Wetzel, Robert G. 2006. « Limnology, lakes and rivers ecosystems ». 3nd ed. Elsevier, Academic Press. California. Pp. 1006.
- Wildman, Ruth B., Judith H. Loescher et Carol L. Winger. 1975. « Development and germination of akinetes of *Aphanizomenon flos-aquae* ». *Journal of Phycology*, vol. 11, p. 96-104.
- Wood, A. Susanna, Katrin Jentzsch, Andreas Rueckert, David P. Hamilton et S. Craig Cary. 2009. « Hindcasting cyanobacterial communities in lake Okaro with germination experiments and genetic analyses ». *Federation of European Microbiological Societies Microbiology Ecology*, vol. 67, p. 252-260.
- Yamamoto, Yoko. 1976. « Effect of some physical and chemical factors on the germination of akinetes of *Anabaena cylindrica* ». *Journal of General Applied Microbiology*, vol. 22, p. 311-323.
- Zevenboom, Wanda, Abraham Bij de Vaate et Luuc R. Mur. 1982. « Assessment of factors limiting growth rate of *Oscillatoria agardhii* in hypertrophic lake Wolderwijd, 1978, by use of physiological indicators ». *Limnology and Oceanography*, vol. 27, p. 39-52.